2

Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde

Serie A (Biologie)

Herausgeber:

Staatliches Museum für Naturkunde, Rosenstein 1, D-7000 Stuttgart 1

Stuttgarter Beitr. Naturk.	Ser. A	Nr. 438	60 S.	Stuttgart, 1. 12. 1989

Skelet und Muskulatur des Kopfes der Larve von *Cicindela campestris* L. (Coleoptera: Cicindelidae)

Skeleton and Musculature of the Head of the Larva of *Cicindela campestris* L. (Coleoptera: Cicindelidae)

SMITHSONIAN
NOV 29 1990
LIBRARIES

Von Stefan Breyer, Rottenburg

Mit 22 Abbildungen und 1 Tabelle

Summary

(1.) Skeletal structures and musculature of the head of the third instar larva of *Cicindela campestris* Linnaeus 1758 are investigated. The anatomic results are interpreted from the functional viewpoint, as far as possible in context with life observations.

(2.) The morphological resluts are compared with the situation in other described larvae of the Adephaga and used for phylogenetic conclusions (Chapter 7.).

(3.) The muscular anatomy of *C. campestris* ist compared and homologized in a tabular form (Table 1) with the conditions in other investigated larvae of the Adephaga and in one species of the Polyphaga.

(4.) In contrast to other known larvae of the Adephaga the position of the head is extremely prognathous („hyperprognathous") (4.1.1., 7.1.1.). This adaption to the hemisessile way of life (2.1., 7.1.1.) results necessarily in the following morphological characters (Points 5. to 7.):

(5.) The mouth-parts, antennae and the ventral anterior margin of the head are shifted dorsally (7.1.5.).

(6.) The usual arrangement of the six stemmata in more or less two vertical series is modified in the larvae of the Cicindelidae: some stemmata have been reduced, others have become prominent (4.1.3., 7.1.2.).

(7.) The subgena has changed its position to the ventral anterior margin of the head (4.2.3., 7.1.5.).

(8.) The frontoclypeolabral apotome occupies the main part of the upper surface of the head (4.1.1.). This apotome is formed by a fusion of the labrum, the clypeus and the frons (7.1.3.).

(9.) The following sutures can be recognized: epicranial suture (4.1.1., 7.1.3.), subantennal suture (4.1.1.), ventral ecdysial line (4.2.2., 7.1.6.), postoccipital sulcus (4.1.1., 7.1.6.), ventral and dorsal longitudinal ridge (4.1.1., 4.2.3.), subgenal sulcus (4.2.1., 4.2.3., 7.1.5.) and a suture in the oralbar (4.2.4.).

(10.) A paraclypeus is present (4.2.1.) as in the Neuropteroidea, while this is lacking in all other known larvae of the Adephaga except some larvae of the Dytiscidae (7.1.4.).

(11.) A gula has not been detected (7.1.6., 7.1.7.).

(12.) As an exceptional case among the investigated larvae of the Adephaga the posterior tentorial arms and pits are fused (4.2.1.).

(13.) In contrast to the other investigated larvae of the Adephaga the narrow tentorial bridge is connected with the dorsal head capsule (4.2.1.).

(14.) The dorsal tentorial arms are basally extremely widened (4.2.1.).

(15.) A bracing ledge extends from the basal posterior tentorial arms to the sulcus that is located dorsally of the ventral ecdysial line. This bracing ledge and the sulcus dorsally of the ecdysial line are connected by a cuticular lamina (4.2.2.).

(16.) The four-segmented antenna is moved by three muscles (5.1.2.). These do not work either as promotor or as remotor (6.2.1.). An often described sensorial appendage on the apex of antennomere III is missing (7.2.1.).

(17.) The distal part of the mandibula bears three sharp angular edges (5.2.1.). They have to be considered as an apomorphic character of *Cicindela* (7.2.2.).

(18.) In the larva of *Cicindela* three muscles insert in the mandibula (5.2.2.). All other investigated larvae of the Adephaga have only two mandibular muscles (7.2.2.). The third additional muscle originates from the anterior tentorial arm (5.2.2.).

(19.) An apomorphic character of the larva of *Cicindela* could be the origin of a portion of the adductor muscle of the mandibula at the pronotum (5.2.2.).

(20.) A craniocardinal articulation, in which the condylus is formed by the cranium, up to now described only for the larvae of the Hydradephaga and *Trachypachus* (7.2.3.), has been found in the larva of *C. campestris* (5.3.1.).

(21.) The cardo is devided into two sclerites (5.3.1., 7.2.3.).

(22.) Differing from all other investigated larvae of the Adephaga, three separated muscles have their insertions at the basal margin of the stipes (5.3.2., 7.2.3.).

(23.) As in all other examined larvae of the Adephaga the lacinia is reduced (7.2.3.).

(24.) An internal transverse muscle runs through the stipes (5.2.3.), which may be regarded as an apomorphy of *Cicindela* (7.2.3.).

(25.) The distal segments of the maxillar palpus, as well as of the labial palpus, show digitiform sensilla (5.3.1., 5.4.2., 7.2.3.).

(26.) The submental region is fused with the ventral anterior head capsule (4.1.1., 7.2.4.).

(27.) The secondary separation of a double sclerite of the basal labial palpomere is to be regarded as an apomorphic character of *Cicindela* (5.4.2., 7.2.3.).

(28.) As in all other examined larvae of the Geadephaga, the prementum lacks a third retractor (5.4.3., 7.2.3.).

(29.) The hypopharynx is fused with the base of the prepharynx (7.2.5.).

(30.) The preoral cavity and the prepharynx are fused to a functional entity and cannot be separated as in other described larvae of the Adephaga (6.2., 7.3.).

(31.) The food channel possesses numerous precerebral dilators and compressors (6.2., 7.1.3.).

(32.) One postcerebral dorsal dilator of the pharynx is existing (6.2., 7.3.).

Zusammenfassung

1. Skelet und Muskulatur des Kopfes der Larve im 3. Stadium von *Cicindela campestris* Linnaeus 1758 werden untersucht. Die gewonnenen anatomischen Ergebnisse werden, soweit möglich, zusammen mit Lebendbeobachtungen, funktionsmorphologisch gedeutet.

2. Die Befunde werden mit den Verhältnissen bei anderen untersuchten Larven der Adephaga verglichen und phylogenetisch ausgewertet (Kapitel 7.).

3. Die muskelanatomischen Gegebenheiten werden in Tabelle 1 denen von anderen Larven der Adephaga und einer Larve der Polyphaga zur Homologisierung gegenübergestellt.

4. Entgegen den Befunden bei bekannten Larven der Adephaga wird der Kopf extrem prognath („hyperprognath") getragen (4.1.1., 7.1.1.). Mit dieser Anpassung an die halbsessile Lebensweise (2.1., 7.1.1.) sind folgende Ausprägungen zwangsläufig verknüpft (Punkt 5. bis 7.):

5. Dorsalverlagerung der Mundwerkzeuge und Antennen (4.1.1., Kap. 5., 7.2.1.); Dorsalverschiebung des ventralen Kopfvorderrandes (7.1.5.).

6. Die sonst übliche Anordnung der 6 Stemmata bei den Larven der Adephaga in mehr oder weniger regelmäßigen Zweierreihen, ist bei den Larven der Cicindelidae einer Dominanz und Reduktion der verschiedenen Stemmata gewichen (4.1.3., 7.1.2.).

7. Die Subgena ist an den ventralen Kopfvorderrand verlagert (4.2.3., 7.1.5.).

8. Das Frontoclypeolabral-Apotom beherrscht den überwiegenden Teil der dorsalen Kopfseite (4.1.1.). In dieses Apotom ist das Labrum, der Clypeus und die Frons eingegangen (7.1.3.).

9. Folgende Nähte sind am Kopf erkennbar: Epicranialsutur (4.1.1., 7.1.3.), Subantennalsutur (4.1.1.), ventrale Häutungsnaht (4.2.2., 7.1.6.), Postoccipitalsulcus (4.1.1., 7.1.6.), ventrale und dorsale Längsfurchen (4.1.1., 4.2.3.), Subgenalsulcus (4.2.1., 4.2.3., 7.1.5.) und Schwächenaht des Oralbalkens (4.2.4.).

10. Wie bei manchen Larven der Dytiscidae und Neuropteroidea ist ein Paraclypeus ausgebildet (4.2.1.). Dieser fehlt dagegen bei allen anderen Larven der Adephaga (7.1.4.).

11. Eine Gula konnte nicht ausgemacht werden (7.1.6., 7.1.7.).

12. Als Ausnahme unter den bisher untersuchten Larven der Adephaga sind die hinteren Tentorialarme und -gruben verschmolzen (4.2.1.).

13. Abweichend von den untersuchten Larven der Adephaga ist die dünne, halbkreisförmig nach hinten gebogene Tentorialbrücke mit der dorsalen Kopfwand verbunden (4.2.1.).

14. Die dorsalen Tenorialarme sind basal extrem verbreitert (4.2.1.).

15. Von den basalen hinteren Tentorialarmen zieht eine Versteifungsleiste ventrocaudad an den Sulcus über der ventralen Häutungsnaht. Diese Versteifungsleiste und der Sulcus sind durch eine kutikuläre Lamelle verbunden (4.2.2.).

16. Die 4gliedrige Antenne wird von 3 Muskeln bewegt (5.1.2.). Diese wirken weder als Re- noch als Promotor (7.2.1.). Ein sonst häufig zu beobachtender Sinnesanhang am Antennomer III fehlt (7.2.1.).

17. Am distalen Mandibelabschnitt sind 3 Kanten ausgebildet (5.2.1.). Diese können als apomorphes Merkmal der Larve von *Cicindela* gewertet werden (7.2.2.).

18. Bei der Larve von *C. campestris* inserieren 3 Muskeln an der Mandibel (7.2.2.). Für alle anderen Larven der Adephaga wurden bisher nur 2 Mandibelmuskeln beschrieben. Der dritte zusätzliche Muskel hat seinen Ursprung am vorderen Tentorialarm (5.2.2.).

19. Als abgeleitetes Merkmal der Larve von *Cicindela campestris* kann der Ursprung einer Partie des Mandibeladduktors am Pronotum gewertet werden (5.2.2.).

20. Ein craniocardinales Maxillengelenk, bei dem der Condylus vom Cranium gebildet wird (5.3.1.) – bisher nur für die Larven der Hydradephaga und *Trachypachus* beschrieben (7.2.3.) – ist bei der Larve von *C. campestris* ausgebildet.

21. Der Cardo ist zweiteilig (5.3.1., 7.2.3.).

22. Abweichend von allen untersuchten Larven der Adephaga inserieren am Stipesbasalrand 3 separate Muskeln (5.3.2., 7.2.3.).

23. Die Lacinia ist wie bei allen bisher untersuchten Larven der Adephaga reduziert (7.2.3.).

24. Im Stipes verläuft ein querer, interner Muskel, der als apomorphes Merkmal der Larve von *Cicindela* gewertet werden muß (5.2.3., 7.2.3.).

25. Sowohl am Endglied des Maxillarpalpus als auch des Labialpalpus sind digitiforme Sensillen ausgebildet (5.3.1., 5.4.2., 7.2.3.).

26. Das Submentum ist in der ventralen Kopfvorderwand aufgegangen (4.1.1., 7.2.4.).

27. Die sekundäre Abtrennung eines Doppelsklerites vom Grundglied des Labialpalpus (5.4.2.) kann als abgeleitet für die Larve von *Cicindela* gelten (7.2.3.).

28. Wie bei anderen untersuchten Larven der Geadephaga fehlt dem Praementum ein dritter Retraktor (5.4.3., 7.2.3.).

29. Der Hypopharynx ist im Boden der Praeoralhöhle aufgegangen (7.2.5.).

30. Praeoralhöhle und Vorderpharynx sind zu einer funktionellen Einheit verschmolzen und können, anders wie bei den daraufhin untersuchten Larven der Adephaga, nicht voneinander getrennt werden (6.2., 7.3.).

31. Der Nahrungskanal besitzt eine hohe Anzahl praecerebraler Dilatatoren und Kompressoren (6.2., 7.1.3.).

32. Ein postcerebraler dorsaler Pharynxdilatator ist ausgebildet (6.2., 7.3.).

Inhalt

1. Einleitung 5

2. Material und Methoden 6
2.1. Materialbeschaffung und Hälterung 6
2.2. Methoden der anatomischen Untersuchung 8

3. Verzeichnis der Abkürzungen 8

4. Kopfkapsel 10
4.1. Äußere Kopfkapsel 10
4.1.1. Übersicht und Konstruktion 10
4.1.2. Stemmata 16
4.1.3. Dorsaler Querwulst 17
4.2. Innere Kopfkapsel 17
4.2.1. Tentorium 17
4.2.2. Ventromediane Versteifungen der Kopfkapsel 20
4.2.3. Versteifungsleisten im Bereich der Mundwerkzeuge 21
4.2.4. Oralrahmen 22

5. Kopfgliedmaßen und ihre Muskulatur 23
5.1. Antenne 23
5.1.1. Allgemeines 23
5.1.2. Muskulatur 24
5.2. Mandibel 24
5.2.1. Allgemeines 24
5.2.2. Muskulatur 26
5.2.3. Funktion 27
5.3. Maxille 28
5.3.1. Allgemeines 28
5.3.2. Muskulatur und deren Aufgaben 31
5.3.3. Funktion 32
5.4. Labium 34
5.4.1. Mentum 34
5.4.2. Praementum 35
5.4.3. Muskulatur 36
5.4.4. Funktion 37

6. Nahrungskanal 38
6.1. Aufbau 38
6.2. Muskulatur 38
6.3. Funktion 42

7. Diskussion 43
7.1. Äußere Kopfkapsel 43
7.1.1. „Hyperprognathie“ 43
7.1.2. Stemmata 43
7.1.3. Frontoclypeolabral-Apotom 44
7.1.4. Paraclypeus 45
7.1.5. Subgena 45
7.1.6. Postgenalbrücke 49
7.1.7. Submentum 50
7.2. Kopfanhänge 50
7.2.1. Antenne 50
7.2.2. Mandibel 51
7.2.3. Maxille 52
7.2.4. Labium 54
7.2.5. Hypopharynx 55

7.3. Nahrungskanal 56
7.4. Schlußwort 57

8. Literatur 58

1. Einleitung

Die Larven der Sandlaufkäfer (Cicindelidae) sind seit langem Objekte von Beobachtungen und Untersuchungen. Der Grund dafür liegt darin, daß sie im Gegensatz zu anderen Adephaga-Larven eine halbsessile Lebensweise führen und auffällige Wohnröhren bauen, an deren Mündungen sie Beute greifen.

Über die Biologie der Larven gibt es sehr umfangreiche Literatur (cf. SHELFORD 1908, HAMILTON 1925, ZIKAN 1929, FAASCH 1968, SCHREMMER 1979). Besonders eingehend wurden Bau und Funktion der Stemmata untersucht (FRIEDRICHS 1931). Dagegen ist über ihre Anatomie nur sehr wenig bekannt. Der erste, der sich eingehender mit der Kopfmorphologie von Cicindelidae-Larven beschäftigt hat, war HAMILTON (1925). Er untersuchte die Skeletmorphologie der Larven zahlreicher Arten. Noch genauere Angaben über das Kopfskelet der Cicindelidae-Larven finden sich bei EMDEN (1935, 1943). Über das Innenskelet des Kopfes und seine muskelanatomischen Gegebenheiten gibt es noch so gut wie keine Informationen. Einige wenige Angaben hierzu stammen von ANDERSON (1936), der im Rahmen einer vergleichend-anatomischen Untersuchung das Labium und das Tentorium verschiedener Käferlarven auch eine Sandlaufkäferart (*Cicindela hirticollis* Say) bearbeitet hat. Auch RUHNAU (1986) geht in wenigen Sätzen auf Teilsapekte der Kopfmorphologie der *Cicindela*-Larven ein.

Die Cicindelidae gehören zu der Käfergruppe der Adephaga, genauer gesagt zu den Geadephaga. Letzteren werden die Hydradephaga gegenübergestellt. Über die systematische Stellung der Cicindelidae innerhalb der Adephaga gibt es bis heute keine einheitliche Meinung. Sie gelten jedoch allgemein als eine sehr ursprüngliche Gruppe der Adephaga. Von einem Teil der Autoren (EMDEN 1935, 1942, THOMPSON 1979, BOUSQUET & GOULET 1984) werden sie als Teilgruppe der Carabidae aufgefaßt. Andere Autoren billigen ihnen einen selbständigen Status als Familie innerhalb der Adephaga zu (BÖVING & CRAIGHEAD 1931, DAS 1937, EMDEN 1943, PETERSON 1960, EVANS 1964, BITSCH 1966, MANDL 1971).

Die unsichere systematische Stellung der Cicindelidae ist nicht zuletzt auf die mangelnde Kenntnis der Morphologie, sowohl der Imagines als auch der Larven, zurückzuführen.

Ziel der vorliegenden Arbeit ist es, hier eine Lücke zu schließen. Die folgende Untersuchung will einmal einen möglichst detaillierten Überblick über die Anatomie des Kopfes einer Sandlaufkäfer-Larve aufzeigen. Zum anderen sollen die so gefundenen Ergebnisse mit der Kopfmorphologie schon bekannter Adephaga-Larven verglichen und – soweit möglich – phylogenetisch gedeutet werden. Darüber hinaus werden funktionsmorphologische Betrachtungen angestellt. Damit soll der Zusammenhang zwischen den gewonnenen anatomischen Gegebenheiten und den Bewegungsmechanismen des Kopfes aufgezeigt werden; im besonderen die des Fang- und Freßaktes, aber auch solche, die mit der Häutung zu tun haben. Zur Kontrolle wurden auch Lebendbeobachtungen gemacht.

Die vorliegende Arbeit schließt sich eingehenden Untersuchungen der Kopfmorpholgie von Adephaga-Larven an, die in den letzten Jahren am Institut für Biologie

III an der Universität Tübingen durchgeführt wurden (Hydradephaga: Noteridae und Haliplidae, RUHNAU 1985, BEUTEL 1986; Geadephaga: Carabidae, TRÖSTER 1986).

Die Anregung zu dieser Arbeit gab Herr. Dr. W. RÄHLE (Tübingen). Ihm gilt mein herzlicher Dank für seine stetige Hilfsbereitschaft und Förderung, seine wertvollen Hinweise und die tatkräftige Unterstützung, die er mir während dieser Untersuchung zukommen ließ. Den Kollegen am Institut verdanke ich viele nützliche Ratschläge. Mein besonderer Dank gilt dabei Herrn Dipl.-Biol. S. RUHNAU (Tübingen), der mir die Möglichkeit zu zahlreichen fruchtbaren Diskussionen gegeben hat. Meiner Frau EVA danke ich für ihre Geduld und die zahllosen Stunden, die sie für das Tippen der Reinschrift aufbrachte.

2. Material und Methoden

2.1. Materialbeschaffung und Hälterung

Die Larven der Untersuchung wurden alle im näheren Umkreis der Gönninger Seen (Baden-Württemberg, ca. 5 km S von Reutlingen) gefangen. Sie bevorzugen dort, wie die Imagines, relativ warme, südexponierte Lagen mit sandig-tonigem Boden, der aber eine gewisse Feuchtigkeit aufweisen muß (SHELFORD 1908, HENDERSON 1976). Larvengänge (und Imagines) wurden auch in feuchteren, lehmigen, ebenfalls kaum beschatteten Wald- und Wiesenböden entdeckt, unter anderem in Kärnten und den Pyrenäen. Allgemein wurden Larvengänge des 3. Stadium (selten die des 2. Stadium) und Imagines von Anfang April bis Ende September gefunden. Auffallend war, daß Anfang des Jahres keine Larven des 1. Stadium anzutreffen waren. Diese, wie die des 2. Stadium, fand ich erst ab Anfang Juni.

Ende August 1987 wurden gezielt Larven des ersten und des dritten Stadium für eine Zucht gesammelt. Ziel war es, sowohl frisch gehäutete Tiere für Schnittserien und deren Exuvien zu erhalten, als auch die Art zweifelsfrei an bis zur Imago durchgezüchteten Larven bestimmen zu könen. Da Cicindelidae-Larven bei geringer Erschütterung, besonders aber bei optischer Wahrnehmung größerer Objekte sofort in ihrem Bau verschwinden (cf. FAASCH 1968), bedarf es Geduld, sie zu erbeuten. Befindet man sich nach völlig ruhigem Warten, bei dem Wiedererscheinen der Larve in ihrem Blickfeld, zieht sie sich blitzartig zurück. Deshalb schnitt ich ihr mit einem raschen Messerstich den Rückweg in ihren fast lotrechten Wohnröhrenbau ab (HORION 1949).

Die Larven wurden wegen ihres Kannibalismus einzeln gezüchtet. Ihr Hälterung erfolgte „semisteril", das heißt mit autoklavierter Muttererde in kleinen, transparenten Plastikgefäßen („Drosophila-Gläschen"). Die Erde wurde jeden Tag minimal mit aqua dest. befeuchtet und einmal pro Woche ausgetauscht. Die Füllhöhe betrug zwischen 1,5 bis 2,0 cm. Als Nahrung wurden stummelflügelige *Drosophila*-Populationen angeboten. Überreste erbeuteter, als auch im Gefäß gestorbener Beuteobjekte wurden täglich aus dem Behältnis entfernt. Durch diese Zuchtmethode wurde eine Verpilzung der Larven weitgehend vermieden, an der erste Versuche scheiterten. Es wurde mit brachypteren *Drosophila*-Individuen gefüttert, weil sie in beliebiger Menge verfügbar waren, obwohl Ameisen häufig Beuteobjekte der Larven sind (cf. HENDERSON 1976, SCHREMMER 1979). Nachteil der Fütterung mit Ameisen war nämlich, daß sie sich häufig an Beine oder sogar Antennen noch nicht eingegrabener Larven klammerten.

Von den insgesamt 24 gehälterten Larven gingen 3/4 mit Milbenbefall ein, und zwar sukzessive, durch größere Zeiträume getrennt. Eine Verschleppung der Milben durch Pinzette, Finger, Unterlage etc. ist nicht auszuschließen. Ende November 1987 verendete die erste Larve mit Befall der Milbe *Tyrophagus infestans* (Berlese 1884) (Tyrophagidae, Acaridiae). Auf dem Rumpf eingegangener Larven fanden sich stets mindestens 5–8 Milben. Selbst nach frühzeitiger Erkennung eines Befalls und dem Abzupfen der Milben waren die Larven nie zu retten. Da *Tyrophagus infestans* nur phoretisch auf den Larven lebt (pers. Mitt. von Herrn MITTMANN, Karlsruhe), konnten sie nicht die Ursache für den Tod der Larven sein. Offen bleibt, ob sie vielleicht Vektoren für irgendwelche Krankheiten sind. So ist der Grund für das Eingehen der Larven letztlich unbekannt. Ein bis zwei Tage vor dem Absterben hörten die Larven auf zu fressen und Löcher zu graben. Starben die Larven, schrumpfte der Körper stark und nahm eine dunkelbraune Farbe an.

Bei Zimmertemperatur wurden 10 Larven des ersten (L 1), 6 des zweiten (L 2) und 8 des dritten Stadium (L 3) gehalten.

Von den Larven, die als L 1 gefangen wurden, kamen 8 zur Häutung. Drei von ihnen wurden unmittelbar nach der Ecdysis, mit noch unpigmentierter Kutikula, im Fixiermittel abgetötet (siehe unten). Von den 5 überlebenden Individuen starben 2 vor der nächsten Häutung. Bei der Häutung zum 3. Stadium konnten zwei die Exuvie nicht abstreifen. Nur eine häutete sich vollständig.

Von den 6 Tieren, die ab dem 2. Stadium gehalten wurden, starben zwei vor der nächsten Häutung. Von den 4 restlichen Larven häuteten sich 3 vollständig zu L 3. Das 4. Exemplar verendete während der Häutung. Die erste Ecdysis einer L 2 erfolgte am 3. 12. 1987, die restlichen häuteten sich bis Ende Januar.

Von den 8 als L 3 gefangenen Tieren starben 6. Nur 2 von ihnen verpuppten sich und entwickelten sich Ende Juni 1988 zu *Cicindela campestris*-Imagines.

Ende November 1987 begannen Larven des 2. und 3. Stadium ihre Wohnröhre zu verschließen. Eingegrabene L 3 wurden alle nach 2 bis 3 Wochen auf eine Verpuppung kontrolliert. Die eingegrabenen Larven des 2. Stadium wurden häufiger, ca. alle 10 Tage, auf eine eventuelle Häutung überprüft. Jedesmal legten solchermaßen gestörte Larven wieder offene Wohnröhren an und fraßen normal weiter. Obwohl die Tiere bei Zimmertemperatur gehalten wurden, vergruben sie sich wieder binnen einer Woche. Von Januar bis März 1988 starb der größte Teil der Larven. Die Ursache könnte in der erhöhten Streßsituation durch die Unterbrechung ihrer „Winterruhe" oder in der Hälterungsmethode liegen.

Die Bestimmung der Larven erfolgte nach Angaben von Hamilton (1925), Friedrichs (1931), Emden (1943) und Faasch (1968). Die Larven verschiedener *Cicindela*-Arten sind einander sehr ähnlich. So treffen zum Beispiel die Beschreibungen und Zeichnungen der nordamerikanischen Arten *C. purpurea* Oliv. oder *C. limbalis* Klug von Shelford (1908) und Hamilton (1925) weitgehend auch auf *C. campestris* zu. Als Bestimmungsmerkmale werden entweder Größentoleranzen des Kopfes (Hamilton 1925) und der Hauptaugen (Friedrichs 1931) oder die Borstenanordnung auf Pronotum und Abdominalsegmenten V (Hakenbildung, vergleiche Abb. 1) und IX genannt (Emden 1943, Faasch 1968). Sie sind für eine exakte Bestimmung nicht ausreichend. Bis auf leichte Abweichungen der Größentoleranzen treffen die über *C. campestris* gemachten Angaben auf die von mir untersuchten Larven jedoch zu. Eine Verwechslung wäre nur mit Larven von *Cicindela silvicola* Dejean möglich gewesen. Deren Imagines habe ich in der Nähe gefangen. Diese Larven sind aber durchschnittlich größer (Hamilton 1925, Emden 1943) und weisen vor allem „Mündungsbauten" (Schremmer 1979) am Eingang ihrer Wohnröhre auf. Trotz intensiven Absuchens der Umgebung, in der *C. campestris*-Larven gefangen wurden, konnte ich solche „Mündungsbauten" an keinem Loch entdecken. Auch besaßen die Wohnröhren der eingefangenen Larven keinen „Knick", wie er für *C. silvicola*-Larven typisch ist (Schremmer 1979), sondern verliefen fast lotrecht.

Da die Tiere normalerweise in der dunklen Wohnröhre fressen, sind meine Beobachtungen des Freßaktes nur sehr spärlich und unter unnatürlichen Bedingungen möglich gewesen. Die Larven benötigen die Wohnröhre als Widerlager zum Fangsprung (Faasch 1968: Abb. 1), andererseits verhindert der zylindrische Gang eine Flucht der Beute, da sie sofort in die Tiefe gezogen wird. Dort erfolgt auch die extraintestinale Vorverdauung durch das Mitteldarmsekret. Ich mußte die sehr behenden Tiere deshalb unter dem Binokular festhalten und zugleich eine Gegenkraft zu ihrem Fangsprung bieten. Dazu drückte ich sie, bis zum Prothorax bedeckt, mit Schaumstoff an die Unterlage. Zugleich wurde ein Stück eines Mehlwurmes über dem Kopf angeboten. Solchermaßen gereizte Tiere fraßen kurzzeitig, wenn sie die Nahrung mit den Mandibeln ergriffen hatten. Die Tiere waren während des Freßaktes im Bereich der proximalen Anteile der Mundwerkzeuge mit Flüssigkeit verschmiert. Auch waren sie lediglich von dorsal zu sehen. Daher konnten keine genauen Beobachtungen über die Arbeit der Mundwerkzeuge gemacht werden. Verfehlten die Larven die Beute, war das Zusammenschlagen der Mandibeln deutlich hörbar. Weitere Beobachtungen werden im folgenden Text geschildert.

2.2. Methoden der anatomischen Untersuchung

Die Fixierung erfolgte ausschließlich mit Bouin, modifiziert nach Dubosq-Brasil. Dabei wurde nach der Methode von Gregory et alii (1980) verfahren und 1 Jahr alte oder künstlich gealterte alkoholische Bouin-Lösung (nach Herstellung mind. 40 Tage bei 60 °C im Wärmeschrank) verwendet. Gehälterte Larven wurden bei ca. 50 °C für 1,5 bis 2 Stunden im Wärmeschrank, Freiland-Fänge ca. 24 Stunden bei Zimmertemperatur, fixiert. Anschließend wurden die Tiere in 80%iges Ethanol überführt und für spätere Präparationen und Schnittserien darin aufbewahrt.

Für Quer- und Sagittalschnittserien wurden die Tiere unmittelbar nach der Häutung zum 3. Larvenstadium im Fixiermittel abgetötet. Die Einbettung erfolgte in Paraffin (Schmelzpunkt: 60 °C). Geschnitten wurde mit Rasierklingen, in einer Dicke von 3 µm, an einem Schnittserienmikrotom nach Minot der Firma Leitz. Anschließend wurde mit Azan nach Heidenhain gefärbt und in Malinol eingebettet.

Nach Eröffnen ausdifferenzierter Larvenköpfe, entweder mittels Präparation oder gezielten Rasierklingenschnitten, wurde für 1 bis 2 Tage mit Anilinblau-Orange G gefärbt. Die Differenzierung erfolgte in 80%igem Ethanol, wobei die Dauer (zwischen 2 und 5 Tagen), je nach Färbegrad, variiert wurde. Für weitere Präparationen wurden die Köpfe in ein Gemisch aus Glycerol (85%) und Ethanol (80%) überführt und teilweise zusätzlich, in mit Paraffin ausgegossenen Schälchen, befestigt. Diese Methode ergab eine gute Übersicht der inneren Morphologie, erlaubte weitere Präparationen und ein Abzeichnen der Strukturen. Eine Gerbung mit Phosphorwolframsäure (3–5%) erwies sich als nachteilig, da die Muskeln zu schnell zerrissen.

Für die Betrachtung des Innenskeletes wurden entweder ganze oder durch Rasierklingenschnitte halbierte Köpfe mazeriert. Dazu wurde nach 2 verschiedenen Methoden verfahren. Die einfachere und schnellere Technik ist das Kochen in Diethyltriamin, die aber häufig unbefriedigende Ergebnisse ergab, da schwächere Strukturen (zum Beispiel die Tentorialbrücke) aber auch kräftigere Gebilde (so die Tentorialarme) sich oft deformierten und manchmal sogar zerbrachen. Ich vermute die Ursache dieser Deformationen darin, daß die Strukturen durch das siedende Diethyltriamin angegriffen werden. Die Vorteile dieser Methode liegen in der minutenschnellen Mazeration und der starken Aufhellung des Skeletes, so daß duch die transparente Kopfkapsel ein guter Einblick auf endoskeletale Strukturen gegeben ist. Gute Resultate erbrachte die Behandlung in 10%iger KOH-Lösung sowohl im Wärmeschrank (40 °C) unter gelegentlicher Kontrolle, als auch die langwierigere Mazeration bei Zimmertemperatur. Diese Methode erforderte immer ein Aufhellen der Köpfe in H_2O_2 für Durchsichtpräparate. Anschließend wurden die Objekte in Glyzerol überführt und mikroskopiert. Stets mußten die störenden Kopftracheen (4 Hauptäste) entfernt werden.

Die äußere Morphologie wurde zusätzlich am Rasterelektronenmikroskop untersucht. Dazu wurden fixierte Larven herangezogen. Ihre Reinigung erfolgte in 30–40%igem Ethanol mit einem Tropfen Spülmittel an einem Ultraschallgerät. Darauf wurden die Köpfe in der aufsteigenden Ethanloreihe entwässert und nach der „Critical-Point"-Methode getrocknet. Schrumpfungen der Membranen, vereinzelte Risse der Kutikula und das Abbrechen von Sinneshaaren konnte nicht vermieden werden.

Die Exuvien, die für die Untersuchung der funktionsmorphologischen Zusammenhänge zwischen Kopfskelet und Häutungsmodus herangezogen wurden, habe ich in 80%igem Ethanol, durch vorsichtiges Schwenken und mit Hilfe von Präpariernadeln, unter dem Binokular schonend gereinigt. Störende Luftbläschen konnten durch Überführung in Isopropanol (100%) im Wärmeschrank (ca. 60 °C) entfernt werden. Danach wurden die Exuvien in Glycerol mikroskopiert.

3. Verzeichnis der Abkürzungen

Die topographische Terminologie der Muskeln wurde, von wenigen Ausnahmen abgesehen, dem Entomologischen Wörterbuch von v. Kéler (1963) entnommen. Er nimmt die Namensgebung von Berlese (1909–1925, aus Weidner 1982) wieder auf. Es wurde versucht, soweit möglich, die beschriebenen Muskeln mit der Nomenklatur von Matsuda (1965) zu homologisieren.

Die verwendeten Abkürzungen entstammen den Werken von Snodgrass (1935, 1960) und dem Handbuch der Zoologie (Weidner 1982). Soweit nötig, wurden sie modifiziert und

ergänzt. Bei der Benennung wird Wert auf den Unterschied zwischen Sutur (Schwäche-Naht) und Sulcus (Leisten-Naht oder Furche nach WEIDNER 1982) gelegt. Abgekürzt werden beide Strukturen jedoch gleich, da sie äußerlich nicht immer zu unterscheiden sind. Auch treffen beide Definitionen manchmal auf ein und dieselbe Naht zu. Beispiel: ventrale Häutungsnaht (ms).

Ant	Antenne
AntR	Antennalring
AntRd	(antero-)dorsaler Anteil des Antennalringes
AntSF-III	antennales Sinnesfeld (Antennomer III)
AntSF-IV	antennales Sinnesfeld (Antennomer IV)
APrmt	Apodem des Praementum
AT	vorderer Tentorialarm
at	vordere Tentorialgrube
bDs	basales Doppelsklerit des Labialpalpus
btr	„barre transverse hypopharyngien“
Cdi	innerer Cardo(-ring)
Cdv	ventrales Cardosklerit
Cer	Cerebrum (Oberschlundganglion)
Cbsk	Cibarialsklerit
Cmx	Cavum maxillaris (Maxillenbucht)
cs	Sutura coronalis, Coronalnaht
CpMdG	Condylus des primären Mandibelgelenkes
CsMdG	Condylus des sekundären Mandibelgelenkes
dSn	digitiformes Sensillum
dStM	dorsale (aktiv bewegliche) Stipesmembran
DT	dorsaler Tentorialarm
Ephy	Epipharynx
For	Foramen magnum (bzw. Foramen occipitale), Hinterhauptsloch
FrClpLA	Frontoclypeolabral-Apotom
frGng	Frontalganglion
fs	Sutura frontalis
Fsant	Fossa antennalis
Fsmd	Fossa mandibularis
Ga	Galea
LFd	dorsale Längsfurche
LFv	ventrale Längsfurche
Lig	Ligula
Md	Mandibel
MdabS	Mandibelabduktor-Sehne
MdadS	Mandibeladduktor-Sehne
MdadM-Prn	Mandibeladduktor-Muskel mit Ursprung am Pronotum
MdKd	dorsolaterale Mandibelkante
MdKm	mediale Mandibelkanten
ms	Sutura (Sulcus) medialis (ventrale Häutungsnaht bzw. ventrobasale Versteifungsleiste)
Mt	Mentum
mVst	(ventro-)medianer Versteifungsstab
MxG	Maxillengelenk
MxW	Maxillarwanne
Na	„Nasale“
Oe	Oesophagus
OrB	Oralbalken
OrBd	dorsaler Oralbalken
OrBs	Schwächenaht (Sutur) des Oralbalkens
OrBv	ventraler Oralbalken
Pclp	Paraclypeus

PEphy	Platte des Epipharynx
Pge	Postgena
PHphy	Platte des Hypopharynx
Plb	Palpus labialis
pMdG	primäres Mandibelgelenk
Pmx	Palpus maxillaris
Poc	Postocciput
PoL	Postoccipitalleiste
pos	Sulcus postoccipitalis
Prmt	Praementum
prnA	pronotale Aussparung
PrC	Praeoralhöhle
PT	hinterer Tentorialarm
pt	hintere Tentorialgruben
QuWd	dorsaler Querwulst
rNv	Nervus recurrens
Rt	Retinaculum
S	Stemma
sants	Sutura subantennalis (Subantennalsutur)
Scp	Scapus
Sge	Subgena
sgs	Subgenalsulcus
SkL	Skleritleiste (des Mandibelfensters)
Sks-Plb	Skleritspange des Labialpalpus
sMdG	sekundäres Mandibelgelenk
Smt	Submentalregion
SoeGng	Suboesophagal-Ganglion (Unterschlundganglion)
Ssp	„Schaltspange" (der Maxille)
St	Stipes
T	Trachee
TB	Tentorialbrücke
Vpl	(ventrocaudale) Verschmelzungsplatte
WAT	„Wanne" am vorderen Tentorialarm
zV	„zahnartiger Vorsprung".

4. Kopfkapsel

4.1. Äußere Kopfkapsel

4.1.1. Übersicht und Konstruktion (Abb. 1–5, 7–8, 16-17, 21)

Der Prothorax, insbesondere das Pronotum, bedeckt den hinteren Teil der Kopfkapsel (Wohnröhrenverschluß, Abb. 1). Für die Vorderecken des Pronotum sind in den hinteren, oberen Kopfseitenwänden Aussparungen eingelassen (prnA, Abb. 2, 4,). Durch sie erhält der Kopf Bewegungsmöglichkeiten, zum Beispiel beim Fangsprung.

Im folgenden wird der Kopf isoliert betrachtet mit Ausnahme der funktionellen Zusammenhänge, die zwischen Kopf und Pronotum beim Fangschlag bestehen. Lagebeziehungen, wie zum Beispiel Winkelangaben, erfolgen immer in Bezug auf die Lauerstellung (Abb. 1, 1. Bild). Dabei wird die Wohnröhre durch Kopfoberseite und Pronotum in der Horizontalen plan zum umgebenden Substrat verschlossen, unabhängig davon, ob die Öffnung in der Ebene oder am Hang liegt.

In Aufsicht ist der Umriß der Kopfkapsel queroval, somit ca. ein Drittel breiter als lang. Die breiteste Stelle liegt im hinteren Viertel zwischen den beiden Hauptaugenpaaren, der vordere Teil ist etwas ausgezogen (Abb. 2).

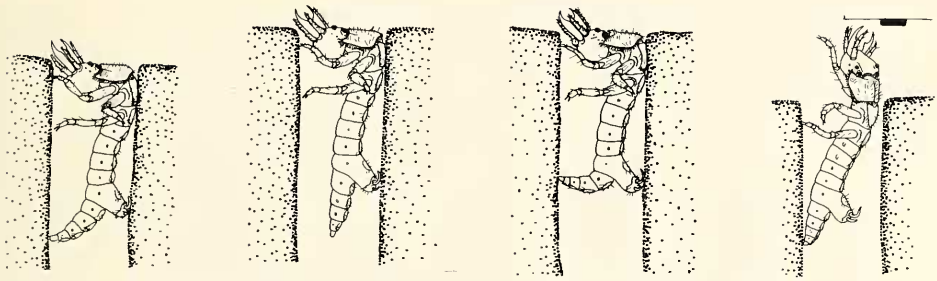
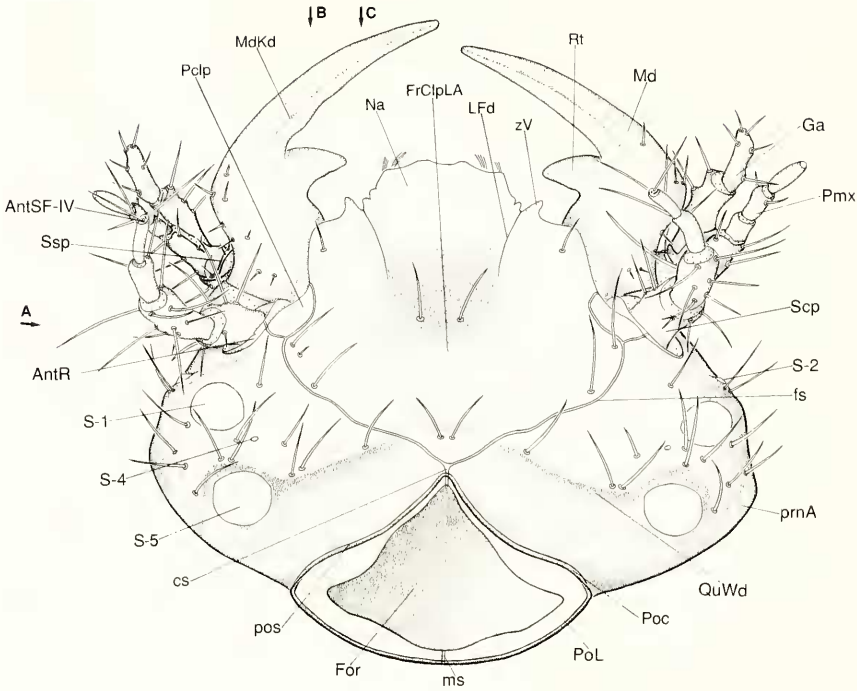


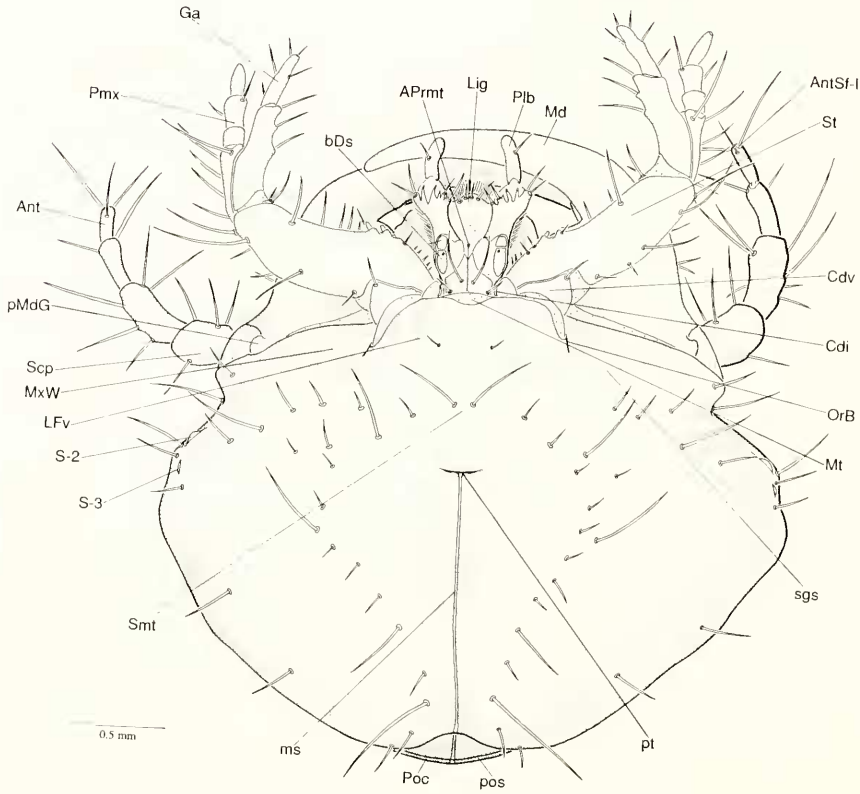
Abb. 1. (Verändert nach FAASCH 1968). Larve von *Cicindela* an der Mündung ihrer Wohnröhre in Lauerstellung (Wohnröhrenverschluß). – 2. Bild von links: Die Larve sieht eine Beuteattrappe, die sich von hinten nähert. – Im 3. Bild ist das Tier sprungbereit: Es stemmt sich mit nach vorne gekrümmten Abdomen gegen die Gangwand. – 4. Bild: Die Beuteattrappe ist nahe genug, um den Fangsprung auszulösen.

Die Kopfhaltung ist übermäßig prognath („hyperprognath"), wobei die Kopfunterseite stark gewölbt, die Dorsalseite dagegen relativ eben und in der Mitte sogar leicht eingedellt ist (Abb. 4). Die Mundwerkzeuge sind samt Mundöffnung stark dorsalwärts verlagert. So bildet scheinbar die hinter den Mundwerkzeugen gelegene, ventrale Kopfwand die „Kopfvorderseite" (Abb. 4). Auch die Unterseiten von Praementum und abduzierter Maxille zeigen nach vorne. Die Hauptbewegungsrichtung der Maxille liegt nicht horizontal, wie das für eine prognathe Kopfstellung typisch ist, sondern erfolgt nach vorne-oben.

Die distalen Mandibelabschnitte bewegen sich über der vorderen Kopfkapsel. Dies hängt mit der Verschiebung der dorsalen, sekundären Mandibelgelenke (sMdG) hinter und medial der primären Mandibelgelenke (pMdG) zusammen (Abb. 7). Die in den Vorderecken der Kopfkapsel artikulierenden Mandibeln erhalten damit eine schräg nach oben-außen gerichtete Schwingebene. Auffallend ist der große Platzbedarf der basalen Mandibelabschnitte, weshalb die Mandibelfenster (Fsmd, Abb. 17) seitlich weit nach hinten reichen. Die Antennen (Ant) inserieren unmittelbar hinter diesen Fenstern, in den oberen Kopfseiten (Abb. 4). Mandibel- und Antennenfenster werden äußerlich nur durch eine Einfaltung ihrer Gelenkmembranen gegeneinander abgegrenzt (Abb. 4, 8a, Kap. 4.2.1.). Bei abduzierten Mandibeln kommen ihre distalen Abschnitte senkrecht nach oben gerichtet, lateral der Antennen, fast in Höhe der halben dorsalen Kopflänge zu liegen. Bei dieser weiten Spreizung der Mandibeln, die während der Lauerstellung zu beobachten ist, ruhen ihre basalen Abschnitte in Vertiefungen hinter den Mandibel- und unter den Antennenfenstern an den seitlichen Kopfwänden (Abb. 4).

Das Hinterhauptsloch (For) hat die Form eines gerundeten Viereckes mit nach oben verlängerter Ecke (Abb. 2). Es steigt von hinten-unten nach vorne-oben in einem Winkel von ca. 60 ° an (Abb. 4). Dabei erzeugt es einen V-förmigen Ausschnitt im stark sklerotisierten, dorsalen Cranium. Umsäumt wird das Hinterhauptsloch von einem sehr schmalen Postocciput (Poc), welches durch die Postoccipitalfurche (pos) vom übrigen Kopf abgetrennt ist. Von der Postoccipitalfurche geht ein großflächiger Sulcus aus, die Postoccipitalleiste (PoL), welche das Hinterhauptsloch stark einengt und einigen Partien der kräftigen Mandibeladduktoren als Ursprung dient. Ventral wird das Postocciput und die Postoccipitalleiste von der ventralen Häutungsnaht (ms), dorsal von der Coronalnaht (cs) durchlaufen (Abb. 2–3).


B
C
MdKd
Pclp
Rt
Md
Na
FrClpLA
LFd
zV
Ga
AntSF-IV
Pmx
Ssp
A
Scp
AntR
S-2
fs
S-1
S-4
prnA
S-5
cs
QuWd
Poc
pos
PoL
For
ms


Ga
Pmx
APrmt
Lig
Plb
Md
AntSf-IV
St
bDs
Ant
Cdv
pMdG
Cdi
Scp
MxW
OrB
LFv
S-2
Mt
S-3
sgs
Smt
0.5 mm
ms
pt
Poc
pos

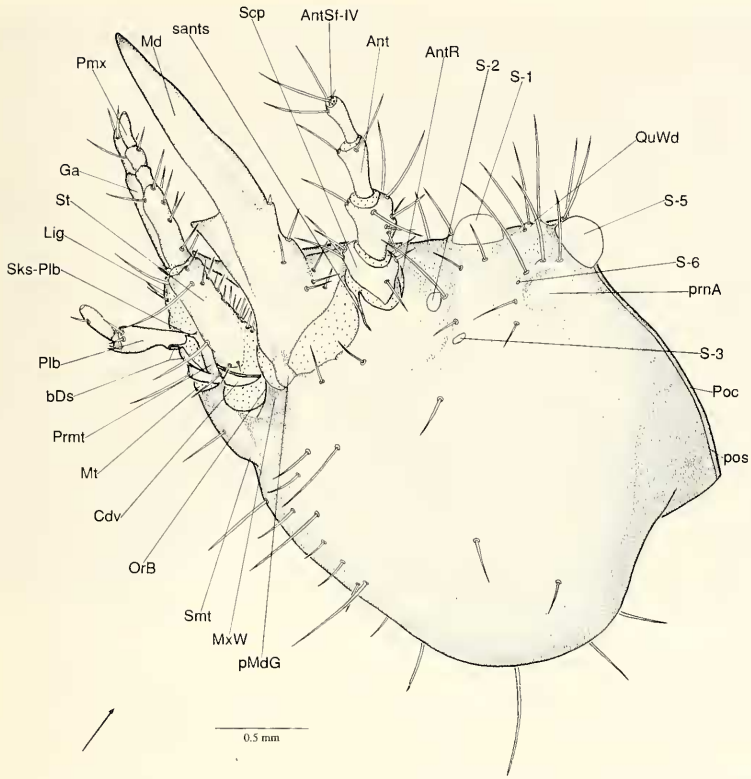


Abb. 4. Kopfkapsel von *Cicindela campestris*, Übersicht von lateral; Mandibeln halb, Maxillen ganz adduziert. Der Pfeil zeigt die Blickrichtung in Abb. 3. Dorsalseite des Praementum (übersichtshalber) nicht gezeichnet.

Vom Hinterhauptsloch zieht die sehr kurze, mediane Coronalnaht rostralwärts und geht in die beiden Frontalnähte (fs) über (Abb. 2). Diese trennen sich unter stumpfem Winkel und nehmen einen leicht wellenförmigen, geschwungenen Verlauf in anterolateraler Richtung zu den Antennenbasen. Diese Nähte sind als breite, hellpigmentierte Suturen erkennbar.

Die Frontalnähte begrenzen durch ihren anterolateralen Verlauf das konkave Frontoclypeolabral-Apotom (FrClpLA, Abb. 2, nach Hinton 1963). Emden (1935) und Bousquet & Goulet (1984) nennen es einfach „Frontale". Auf Grund fehlender Nähte und Muskeln läßt sich an seinem etwas nach oben ansteigenden, verschmälerten vorderen Abschnitt, von Böving (aus Hamilton 1925) und Peterson (1960) auch als „Nasale" (Na, Abb. 2) bezeichnet, das Ausmaß angeschmolzener, labraler Anteile nicht ausmachen. Im folgenden wird der vordere Abschnitt des Apotom neutral als „Nasale" benannt, wenn von ihm getrennt die Rede ist.

Abb. 2.–3. Kopfkapsel von *Cicindela campestris*. Übersicht. – 2. Dorsalansicht, Kopf leicht nach vorne gekippt; Maxillen abduziert, Mandibeln halb adduziert. Die Pfeile zeigen die Ebenen des Querschnittes in Abb. 12 (A) und der Sagittalschnitte in Abb. 13–14 (B–C). – 3. Ventralansicht, Kopf leicht nach vorne gekippt für bessere Sicht auf die Mundwerkzeuge (Blickrichtung siehe Abb. 4; Mandibeln und Maxillen adduziert, Praementum vorgeschoben, Labialpalpen gehoben.

An der Stirnseite des „Nasale" kommt die linke adduzierte Mandibel zum Stillstand, wobei ihre medialen Kanten ober- und unterhalb der Stirnseite liegen. Die rechte adduzierte Mandibel ruht dahinter, über dem Kopfvorderrand. An der nahezu senkrechten Vorderseite trägt das „Nasale" 2 Paar Sinnesstifte (Abb. 5), auf die später (7.1.3.) eingegangen wird.

Hinter dem nach vorne-oben abgesetzten „Nasale" verbreitet sich das Frontoclypeolabral-Apotom, indem sein Vorderrand in fast rechtem Winkel zur Seite abbiegt (Abb. 2, 17). In dem so entstandenen Winkel liegt ein „zahnartiger Vorsprung" (zV, Emden 1935). Medial des „zahnartigen Vorsprunges" hat ein Sulcus, der nach hinten als dunkle, dorsale Längsfurche (LFd) ausläuft, seinen Ursprung (Abb. 2). Die Bedeutung dieser Struktur wird weiter unten erörtert (4.2.4.).

Die Frontalsuturen gabeln sich vorne, kurz vor den Antennengruben. Dadurch wird jederseits ein kleines, separates Skleritstück abgegrenzt: der Lateroclypeus (Hamilton 1925) oder Paraclypeus (Bitsch 1966, Abb. 2, Pclp).

Der Paraclypeus (Pclp) hat die Form eines Dreieckes mit nach vorne gezogener Spitze unter dessen Vorderende der Condylus des sekundären Mandibelgelenkes liegt. Seitlich davor, am rostralen Ende der Frontalsutur, stülpt sich die vordere Tentorialgrube ein (at, Abb. 8a–b). Die Unterseite des Paraclypeus verschmilzt mit dem vorderen Tentorialarm. Auch der unvollständige Antennalring hat zum Teil hier seinen Ursprung (4.2.1.).

Bei der Häutung wird das Frontoclypeolabral-Apotom (FrClpLA) ohne die Paraclypei nach vorne geklappt, wobei die Kopfkapsel dorsal an Coronalnaht und Frontalnähten aufreißt. Zusätzlich spalten sich vorne-seitlich unter den Antennengruben weitere Nähte, die ich auf Grund ihrer topographischen Lage und Funktion als Subantennalsuturen (sants, Abb. 4) bezeichne. Funktionell stellen sie Häutungsnähte dar (cf. Snodgrass 1947).

Eine Gula ist bei der Larve von *Cicindela campestris* nicht auszumachen, vielmehr ist eine Postgenalbrücke ausgebildet (Snodgrass 1960). Sie liegt caudal der verschmolzenen, hinteren Tentorialgruben (pt, Abb. 3) und wird von der unpaaren, medianen Häutungsnaht durchlaufen (ms, Hinton 1963).

Am medioventralen Kopfvorderrand begrenzen 2 parallele Längsfurchen (LFv, Abb. 3) das vordere Drittel der Submentalregion (Smt, nach Anderson 1936). Letztere erstreckt sich caudad etwa bis in Höhe der verschmolzenen Tentorialgruben (Kap. 7.1.7.). Lateral der vorderen, nach außen gewölbten Submentalregion, sind beiderseits Maxillarwannen (MxW) ausgespart. Bei abduzierten Maxilllen kommen in ihnen die dorsalen Stipesseiten zu liegen (Abb. 3–4). Mandl (1971) bezeichnet sie als „Maxillarfurchen" und sieht in ihnen eine Synapomorphie der Cicindelidae-Larven. Der Begriff „Maxillarfurche" ist meines Erachtens unglücklich gewählt, denn die Bezeichnung Furche sollte äußerlich sichtbaren Sulci vorbehalten sein (cf. Weidner 1982).

Medial dieser Wannen sind Leisten-Nähte ausgebildet. Von ihnen gehen kräftige Sulci aus, die den unteren Teil von Balken bilden, welche zwischen Mandibelfenster und Maxillenbuchten (Cmx) zum Frontoclypeolabral-Apotom ziehen (Abb. 16). Diese Balken werden von Bitsch (1966) zum „Oralrahmen" gerechnet (Kap. 4.2.4.). Ruhnau (1986) bezeichnet sie als „Inter-mandibulo-maxillary bars" Hier werden sie, der Einfachheit halber, als Oralbalken (OrB) bezeichnet und später besprochen. Im oberen Drittel besitzen diese Balken eine schwach sklerotisierte Naht. Dies ist der Dreh- und Angelpunkt beim Häuten, durch den das Vorwärtsklappen des Frontoclypeolabral-Apotom ermöglicht wird (Schwäche-Naht des Oralbalkens, OrBs, Abb. 16–17).

Häutungslinien müssen bei der Ecdysis nicht unbedingt reißen, sie können auch als Drehachse beim Auseinanderklappen von Skleriten fungieren (Hinton 1963). So kann diese Sutur im Oralbalken funktionell als Häutungsnaht aufgefaßt werden. Auch an der ventralen Häutungsnaht biegen die beiden Kopfhälften auseinander; sie reißt aber stets ein, in manchen Fällen über die hinteren Tentorialgruben hinaus, in die Submentralregion.

Der Vorderrand des Frontoclypeolabral-Apotom biegt über der Mandibelgrube scharf nach hinten zum Paraclypeus ab. Er bildet den Oberrand des Mandibelfensters (Abb. 2, 17).

Vor dem Paraclypeus verbindet eine dünne Skleritleiste (SkL) die Unterseite des seitlichen Frontoclypeolabral-Apotom mit dem Oralbalken, unmittelbar über dessen Schwächenaht (Abb. 17). Zwischen der schräg ziehenden Skleritleiste und der äußeren Unterseite des Frontoclypeolabral-Apotom ist eine Membran ausgespannt. Sie grenzt das obere, vordere Kopflumen gegen die Mandibelgrube ab. Inwieweit diese Skleritspange Versteifungsfunktion hat, ist unklar.

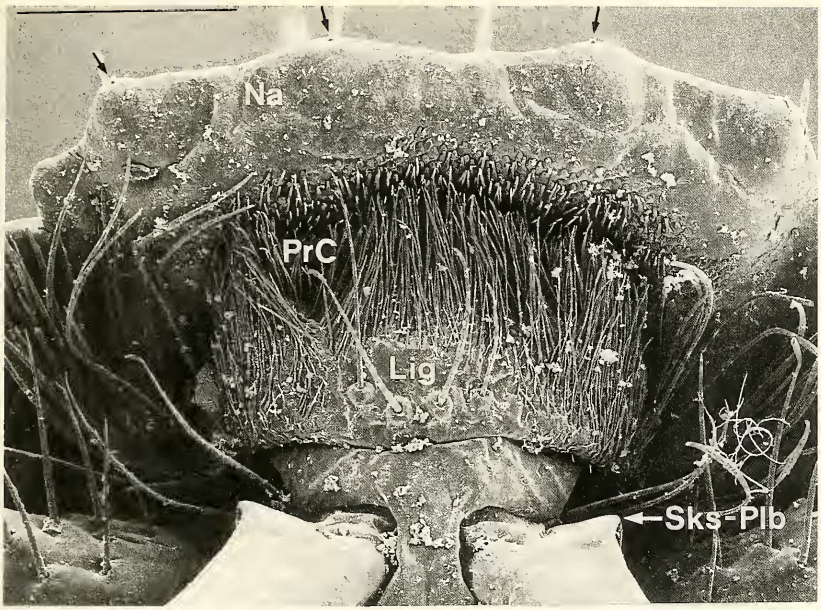


Abb. 5. Kopfkapsel von *C. campestris* von vorne mit Stirnseite des Frontoclypeolabral-Apotom („Nasale", Na) und Ventralseite des Praementum. Deutlich sichtbar ist die „Sollknickstelle" am Praementum unter der Ligula (Lig). Die dunklen Pfeile zeigen auf die Sinnesstifte am dorsalen Kopfvorderrand. Eingang zur Praeoralhöhle bei PrC. – Maßstrich: 0,2 mm.

Die restliche, an Nähten arme Kopfkapsel wird, lateral und ventral des Frontoclypeolabral-Apotom und der Paraclypei, von nur 2 Skleriten umschlossen. Sie erstrecken sich über die Seiten und Ventralhälften und treffen ventromedian zusammen: Caudal der hinteren Tentorialgruben (pt) an der unpaaren Häutungsnaht, die bis zum Hinterhauptsloch reicht, davor an der Submentalregion (Abb. 3). Diese Sklerite werden auch als „Parietalia" bezeichnet (Emden 1935). Teilweise entsprechen sie den Postgenae.

Caudal der hinteren Tentorialgruben (pt) ist die ventrale Kopfkapsel rinnenartig vertieft. In dieser Rinne verläuft median die Häutungsnaht (ms, Abb. 3). Diese Naht reißt nicht nur bei der Häutung ein, sondern es ist über ihr auch eine Versteifungsleiste ausgebildet (4.2.2.). Beiderseits der Rinne sind die Ventralwände der Kopfkapsel stark nach außen vorgewölbt. Hier haben die ausgedehnten, posteroventralen Mandibelmuskeln ihre Ursprünge (5.2.2.). Durch diese Wölbungen ist der Kopf im hinteren Drittel fast so hoch wie lang. Von der Seite her gesehen ist die Kopfunterseite stark konvex, wobei sie vor dem Umkehrpunkt anfangs schwach, dahinter aber sogleich sehr steil ansteigt. Hinter dieser Biegung ist die Kopfkapsel an der medianen Rinne rostrad eingestülpt (Abb. 7, 21). Dadurch wird ein stark sklerotisiertes, senkrecht stehendes Apodem (ventrocaudale Verschmelzungsplatte, Vpl) gebildet. Diese Platte hat die Form einer halben Ellipse mit nach vorne zeigender Rundung. An diesem weit in das Kopflumen reichenden Apodem haben auf jeder Seite kräftige Partien der Mandibeladduktoren ihren Ursprung (Abb. 21). Caudodorsal dieser Einstülpung steigt die ventrale Kopfkapsel, jetzt ohne rinnige Vertiefung, in flachem

Winkel zum Hinterhauptsloch an. Dorsolateral geht der hintere, ventrale Kopfabschnitt in die Seitenwände der hinteren „Parietalia" und Postoccipitalia über (Abb. 4).

4.1.2. Stemmata (Abb. 2, 4)

Cicindelidae-Larven besitzen jederseits 6 Stemmata, die erst HAMILTON (1925) alle vollständig entdeckte. Er numerierte sie nach ihrer abnehmenden Größe, EMDEN (1935) dagegen im „natürlich morphologischen Sinne". Dieser vergleichend morphologischen Numerierung wird hier gefolgt. Über ihre Funktion, Anatomie und Leistung liegen zahlreiche Arbeiten vor:

HAMILTON beschrieb 1925 erstmals die rudimentären Stemmata 4 und 6 (S-4, S-6). – FRIEDRICHS untersuchte 1931 die Physiologie und Anatomie der Stemmata verschiedener Cicindelidae-Gattungen und Arten. Er definierte auch erstmals den Unterschied zwischen Ocellen und Stemmata (Stemma = larvales Auge der Holometabola). – FAASCH führte 1966 vielfach variierte Attrappenversuche zur Sehleistung beim Beutefangverhalten durch. Sie zeigte, daß die Larven von *Cicindela campestris* L. und *Cicindela hybrida* L. nur auf bewegte Beute, die im Kontrast zur Umgebung steht, anspricht (Abb. 1). – SCHREMMER klärte 1979 den Sinn der Mündungsbauten bei den Larven von *Cicindela silvicola* Dejean und deren Zusammenhang mit den Sehfeldern der jeweiligen Stemmata.

Daher gehe ich nicht näher auf ihre Leistung und Anatomie ein, sondern beschränke mich auf eine kurze Beschreibung.

Die zwei großen, allgemein auch als Hauptaugen bezeichneten Stemmata (SCHREMMER 1979), fallen durch ihre mächtigen, halbkugelförmigen kutikulären Linsen (Corneae) auf. Das größere dieser beiden Stemmata (S-5, Abb. 2, 4) liegt in dem hinteren Außenwinkel der Kopfkapsel, auf der steil abfallenden Kopfhinterwand. Es schaut mehr nach hinten als nach oben. Das nur etwas kleinere, zweite Hauptauge, vergleichend morphologisch Stemma Nr. 1 (S-1), liegt weiter anterolateral, wenig mehr als um seinen Linsendurchmesser entfernt, am Rande der dorsalen Kopfkapsel. Sein Sehfeld ist senkrecht nach oben gerichtet (Abb. 4).

Ebenfalls dorsal befindet sich das rudimentäre Stemma Nr. 4 (S-4), medial zwischen den beiden Hauptaugen (Abb. 2). Auch Stemma Nr. 6 (S-6) ist nur rudimentär ausgebildet. Es liegt auf der oberen, lateralen Kopfkapselwand unmittelbar über und vor der seitlichen Aussparung, in der die pronotale Vorderecke während der Lauerstellung ruht (Abb. 4).

Das gut ausgebildete Linsenauge Nr. 2 (S-2) ist viel kleiner als die beiden Hauptaugen und blickt nach außen-oben. Es liegt hinter und etwas unterhalb der Antennenbasis und am Hinterrand der Vertiefung der oberen Kopfseitenwand, in der die völlig abduzierte Mandibelbasis während der Lauerstellung ruht (Abb. 4). Auch Stemma Nr. 3 (S-3, Abb. 4) besitzt eine kleine Cornea. Es hat seine Lage ventrocaudal von Stemma Nr. 2 und dient wahrscheinlich der Orientierung des Kopfes während der Lauerstellung im Substrat. SCHREMMER (1979): „Randeinstellung des Kopfes". Durch die Lage der Retina läßt sich ein Sehfeld nach hinten-unten vermuten.

Die rudimentären Stemmata sind äußerlich am besten an frisch gehäuteten Larven zu lokalisieren. Die dunklen Pigmente heben sich deutlich von der noch weißen Kutikula ab.

4.1.3. Dorsaler Querwulst (Abb. 2, 4, 21)

Auf der hinteren Kopfoberseite verläuft ein geschwungener, querer Grat (dorsaler Querwulst, QuWd, Abb. 2), der zugleich die höchste Erhebung des Kopfes ist. Bei der Fanghandlung, beim Zurückwerfen des Kopfes prallt der dorsale Querwulst gegen die mittlere, weichhäutige Vorderkante des Pronotum (Abb. 1). So wird der Zusammmenprall von Kopf und Pronotum abgefedert. THOMPSON (1979) bezeichnet diesen Wulst als Carina (Unterscheidungsmerkmal zu anderen Cicindelidae-Triben). Er zieht von hinten-außen vor den beiden hinteren, größten Stemmata (S-5) in medioanteriorer Richtung auf den Anfang der Frontalnähte zu (Abb. 2). Der mittlere Teil des Wulstes, zwischen den Frontalnähten gelegen, ist leicht nach vorne versetzt und hat die Form eines nach vorne offenen Halbkreises. Er trägt 2 auffällige Setae (Abb. 2). HAMILTON (1925) und PETERSON (1962) bezeichnen ihn als „U-shaped ridge". Hinter dem Wulst fällt der Kopf steil nach hinten-unten ab, mit Ausnahme seines mediocaudalen Abschnittes. Dieser läuft fast horizontal zum V-förmigen Ausschnitt des Hinterhautpsloches aus (Abb. 21).

Die Kopfkapsel ist mit zahlreichen, zum Teil sehr langen Sinneshaaren ausgestattet, auf deren Vollständigkeit in den Abbildungen kein Anspruch erhoben wird. Sie sind dann unvollständig gezeichnet, wenn sie besonders klein oder in unüberschaubarer Zahl vorhanden sind. Die gezeigten Setae sind aber mit Sorgfalt gezeichnet.

4.2. Innere Kopfkapsel

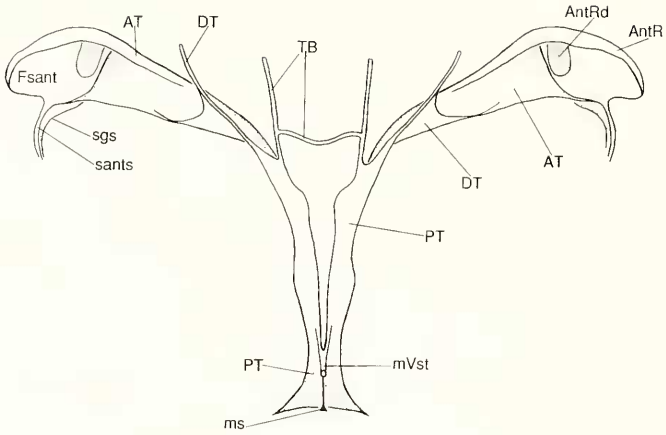
4.2.1. Tentorium (Abb. 6–8, 12–17, 21–22)

Das Tentorium liegt im vorderen Drittel der Kopfkapsel (Abb. 21). Mit Ausnahme der Oberseite der dorsolateralen, vorderen Tentorialarme ist es dünn und dient durch seine querflächige Ausdehnung zahlreichen Muskeln als Ansatz (Abb. 15).

Die hinteren Tentorialarme (PT) sind basal verwachsen (Abb. 6–7). Sie haben ihren Ursprung in den median verschmolzenen hinteren Tentorialgruben (pt, Abb. 3), wo sie senkrecht auf der steil nach vorne-oben ansteigenden Ventralfläche der Kopfkapsel stehen (Abb. 21). Nach kurzem, caudodorsalen Verlauf trennen sie sich. Anschließend biegen die hinteren Tentorialarme nach dorsal um, wobei sie unter schwacher Verbreiterung leicht auseinander weichen. Die hinteren Tentorialarme sind durch diesen Dorsalknick in zwei Hälften einzuteilen. Die basale Hälfte entspricht dem senkrecht zur Kopfunterseite ansteigenden Abschnitt. Der apikale Abschnitt reicht vom Dorsalknick bis zur Aufgabelung des Tentorium (Abb. 6–7). Auf etwa halber Höhe des Tentorium werden, medial an den apikalen, hinteren Tentorialarmen, die beide Äste der extrem dünnen Tentorialbrücke (TB) ausgebildet. Die vorderen Tentorialarme (AT) zweigen davor, in Richtung der Antennenbasen, dorsolaterad ab und verbreitern sich dabei zusehends. An ihrer Basis zweigen die nach hinten-oben-außen gerichteten dorsalen Tentorialarme (DT) ab (Abb. 6–7).

Die beiden sehr dünnen Äste der Tentorialbrücke ziehen parallel nach hinten-oben an die Seiten des Pharynx. Hier gabeln sie sich. Die jederseits zur Mitte abbiegenden Anteile untergreifen den Pharnyx und verschmelzen miteinander (Abb. 7). Die freien, distalen Äste führen am Pharynx vorbei und stabilisieren die Brücke durch ihre Verbindung mit der hinteren, oberen Kopfwand (Abb. 22).

Der dorsale Tentorialarm verläuft posterolaterad in Richtung auf das hintere Frontoclypeolabral-Apotom zu, wo er unmittelbar vor und hinter der Frontalsutur angeheftet ist. Verfolgt



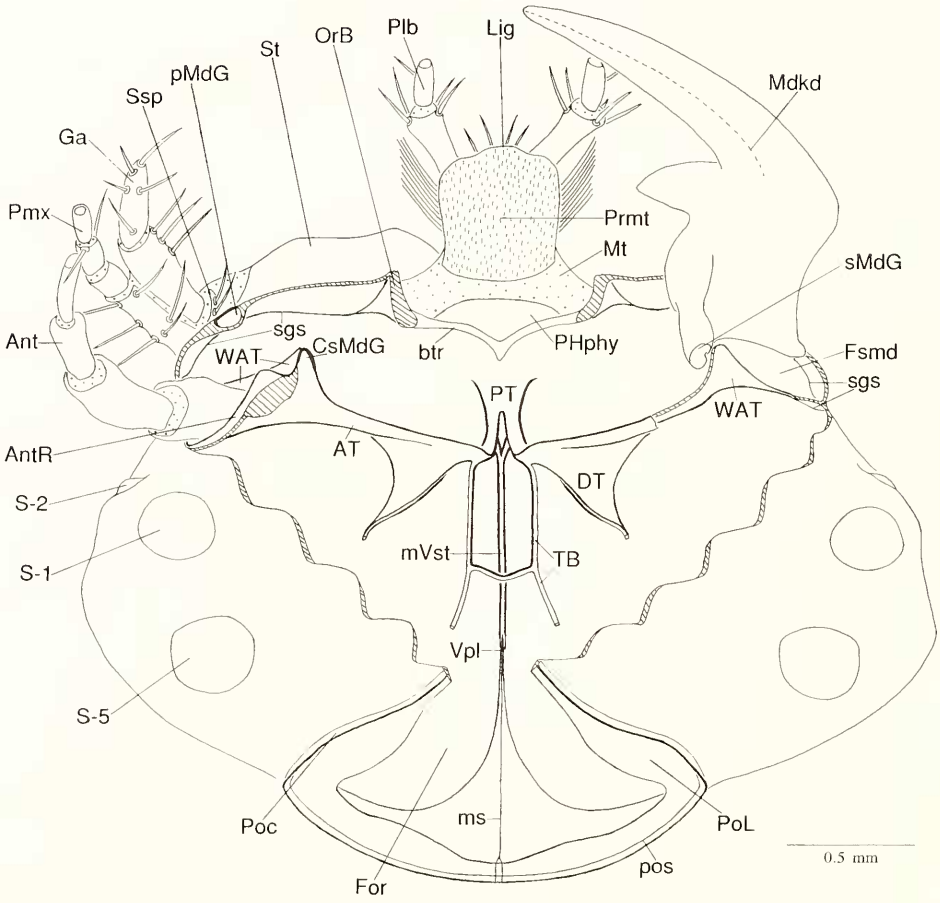


Abb. 6. (oben). Tentorium, Caudalansicht.

Abb. 7. (unten). Kopfkapsel, dorsal eröffnet. Lage des Tentorium und vorderer Boden der Praeoralhöhle dargestellt. Praementum vorgeschoben. Linke Mandibel entfernt, Schnittflächen schraffiert.

man die Frontalsutur nach vorne, so liegt die Anheftungsstelle am zweiten Umkehrpunkt des Nahtverlaufes in Höhe des vorderen Hauptauges (S-1). Basal, zum medioventralen Abschnitt des vorderen Tentorialarmes hin, ist der dorsale Tentorialarm verbreitert (Abb. 6–7). Er dient zahlreichen Muskeln als Ursprungsfläche.

Die Oberseite des vorderen Tentorialarmes wölbt sich nach hinten und verdickt sich. Die Hinterseite des vorderen Tentorialarmes wird auf diese Weise ausgehöhlt (Abb. 6). Die verdickte Oberseite des vorderen Tentorialarmes verschmilzt breit mit der Unterseite des Paraclypeus, an dessen Vorderende der schräg nach außen und vorne gerichtete Condylus des sekundären Mandibelgelenkes (CsMdg) ausgebildet ist. Die dünne Ventralkante des äußeren, vorderen Tentorialarmes reicht weiter laterad, als seine Oberseite. Sie verschmilzt vor der Subantennalnaht, unmittelbar hinter dem Mandibelfenster, in einer ventralwärts ziehenden Versteifungsleiste (sgs, Subgenalleiste, Kap. 7.1.5.) mit der seitlichen Kopfwand. Von hinten gesehen ist das distale Ende des vorderen Tentorialarmes deshalb nach innen gebogen (Abb. 6). Sein distaler Vorderrand ist zum sekundären Mandibelgelenk (sMdG) hin konkav ausgezogen (Abb. 7) und bildet eine seitlich und oben offene Halbschale. Diese Halbschale wird hier als „Wanne" am vorderen Tentorialarm (WAT) bezeichnet. Durch sie werden Mandibel (Fsmd)- und Antennenfenster (Fsant) voneinander getrennt (Abb. 7, 17). Auch entspringen die Gelenkmembranen von Antenne und Mandibel an dieser „Wanne" (Antennenmembran, siehe Abb. 17). Dorsomedial ist die „Wanne" lang, verbindet sich mit der Hinter- und Unterseite des Condylus (CsMdG) und zieht ein wenig weiter in das Mandibelfenster (Fsmd, Abb. 7, 17). Dort ist sie membranös mit einer Aussparung der oberen Mandibelbasis verbunden. Lateral verschmälert sie sich und geht mit ihrem dünnen Außenende durch die ventrad ziehende Versteifungsleiste (sgs) in das seitliche Cranium über (Abb. 7).

Der außen liegende, vorne offene Antennalring (AntR) entspringt am Paraclypeus und an der das Antennenfenster umgreifenden, hinteren Kopfseitenwand (Abb. 2, 4). Er umrandet ungefähr die Hälfte des Antennenfensters und läuft hinten in ventraler Richtung aus. Sein ventrad gebogenes Vorderende (AntRd, Abb. 6) ist sowohl weichhäutig mit der „Wanne" am vorderen Tentorialarm, als auch membranös mit dem hinteren Antennalring und dem Paraclypeus verbunden (Abb. 8a). Daher ist es unklar, ob dieser vordere Anteil zum Antennalring gehört oder einen stärker sklerotisierten Bereich der Antennen-Gelenkmembran darstellt. Zwischen Antennalring und Kopfkapsel ist nur ein schwacher Sulcus ausgebildet. Der Antennalring ist unter dem Paraclypeus mit dem dorsalen Außenende des vorderen Tentorialarmes verbunden (Abb. 6–7). Die quer verlaufende Frontalsutur, die den Paraclypeus hinten abgliedert, durchläuft auch den hinteren Antennalring. Ob das nach vorne verlängerte Ende der „Wanne" (WAT), das membranös mit der zum Acetabulum nach oben-innen ausgezogenen Mandibelbasis verbunden ist, als zusätzliche Mandibelführung eine Rolle spielt, ist unklar. Sie könnte aber mechanisch auf die vorne zum Mandibelfenster stärker sklerotisierte Antennenmembran (das heißt dem ventrad gebogenen Vorderende des Antennalringes, AntRd) einwirken und so die Bewegungen von Mandibel und Antenne mit beeinflussen. Die zum Acetabulum ausgezogene, dorsale Mandibelbasis bewegt sich bei einer Abduktion außen auf der „Wanne" caudalwärts und drückt gegen die vordere Antennenmembran. Zusätzlich umgreift die mediodorsale Mandibelbasis den Scapus von vorne und der Seite. Dadurch ist die Antenne, medial des basalen Mandibelabschnittes, fixiert. Umgekehrt könnte bei einer Mandibeladduktion – die Antenne besitzt keinen Protraktor – durch eine Koppelung der beiden Membranen eine Vorwärtsbewegung der vorderen Antennenmembran erzwungen werden. Zumindest ist die Antenne bei adduzierter Mandibel nicht mehr in ihrer Bewegung behindert.

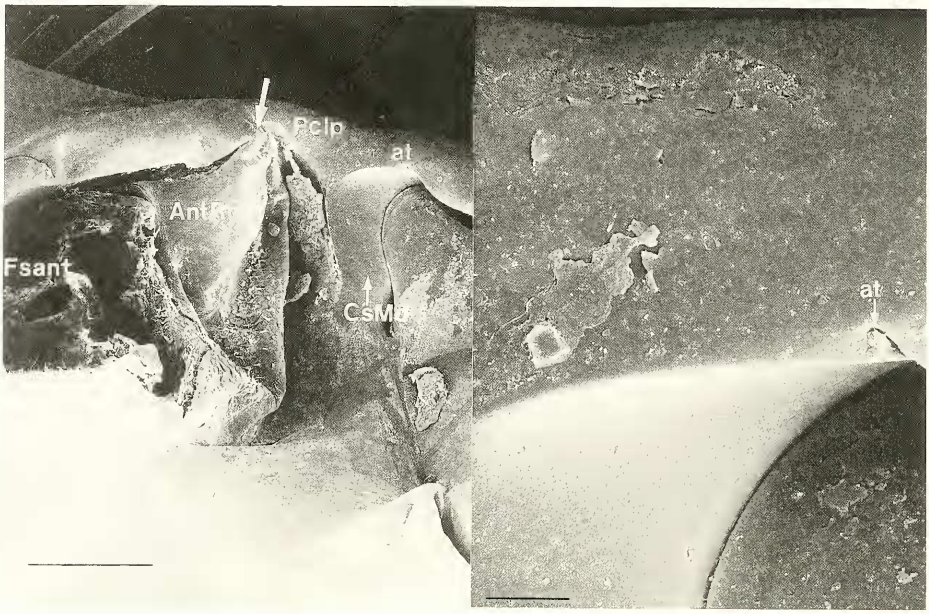


Abb. 8. Lage der vorderen Tentorialgrube (at). – a (links). Lateralansicht auf den nach rechts zeigenden Kopf; Antenne aus ihrem „Fenster" (Fsant) entfernt. Der Pfeil zeigt die membranöse Verbindung zwischen anterodorsalem Anteil des Antennalringes (AntRd) mit dem hinteren Antennalring und dem Paraclypeus (Pclp). Membranen kollabiert. Zwischen Antennenmembran und Condylus (CsMdG) Schmutzpartikel. – b (rechts). Ausschnittvergrößerung von Abb. 8a mit deutlich sichtbarer vorderer Tentorialgrube (at). – Maßstriche, a: 0,1 mm; b: 0,01 mm.

4.2.2. Ventromediane Versteifungen der Kopfkapsel (Abb. 6–7, 12, 16, 21)

An den basalen Hälften der hinteren Tentorialarme sind caudal paarige Leisten ausgebildet. Sie verschmelzen unmittelbar hinter dem Tentorium miteinander und verbinden sich ventrobasal nahtlos mit dem Sulcus über der ventralen Häutungsnaht (Abb. 21). An den anfangs paarigen Leisten wird über der mediobasalen Versteifungsleiste (ms) – auf halber Höhe der basalen, hinteren Tentorialarme – eine zweite, stabförmige, mediane Verdickung differenziert (mVst, medianer Versteifungsstab, Abb. 6–7, 12, 16). Auch sie wird unmittelbar hinter dem Tentorium unpaar (mVst, Abb. 7) und verliert sich während ihres nach hinten-unten gerichteten Verlaufes in der basalen Versteifungsleiste über der ventralen Häutungsnaht (ms). Dies geschieht an der Stelle, an der die ventrale Kopfkapsel ihre stärkste Krümmung hat (Abb. 21). Zwischen basaler Versteifungsleiste (ms) und dem darüber liegenden Versteifungsstab (mVst) ist, anfangs ebenfalls paarig, eine kutikuläre Lamelle gespannt (Abb. 12, 16, 21).

Oberhalb des Versteifungsstabes trennt zusätzlich eine „phragmenartige Leiste" die beiden ventralen Kopfhälften. Sie beginnt paarig am Dorsalknick der hinteren Arme und fällt oberhalb des Stabes nach unten-hinten ab, wobei sie unpaar wird. Diese sehr dünne Längsleiste zieht parallel über der 2. medianen Verdickung caudad, bis sie schließlich in fast rechtwinkligem Bogen nach oben-hinten umbiegt. Sie verbindet sich mit dem Apodem, das durch die Einstülpung der caudalen Kopfwände in das Kopflumen (Vpl) entstanden ist. Da es sich bei

dieser obersten Leiste um verstärkte und verschmolzene Basallaminae handelt (Dünnschnitte!), wurde sie nicht in die Zeichnungen aufgenommen.

Im Anschluß an die senkrecht stehende Verschmelzungsplatte (Vpl) folgt, über der in flachem Winkel auslaufenden, restlichen Kopfkapsel, ein nur schwach ausgebildeter Sulcus. Er verbindet sich paarig mit der Postoccipitalleiste (Abb. 7).

Die langgezogene Verbindung der beiden Postgenae in der Versteifungsleiste über der ventralen Häutungsnaht (ms), ihre Verwachsung mit dem Tentorium und der medianen Verschmelzungsplatte (Vpl), dienen zweifelsohne der Festigung. Insbesondere wird die durch die kräftige Mandibelmuskulatur anfallende mechanische Beanspruchung im ventralen Bereich der Kopfkapsel aufgefangen. Sicherlich wird auch das dünne Tentorium durch die medianen Versteifungsstrukturen entlastet.

4.2.3. Versteifungsleisten im Bereich der Mundwerkzeuge (Abb. 3, 7, 13–14, 16–17)

In der folgenden Beschreibung werden Homologisierungen unterlassen. Es wird hier nur die Konstruktion der Versteifungsleisten und Sklerite betrachtet, und ihre Funktion gedeutet. Zuordnungen einzelner Bereiche sollen, soweit möglich, Bestandteil der Diskussion (7.1.5.) sein.

Die großen Öffnungen für die Mundwerkzeuge liegen in der vorderen, oberen Kopfkapsel, unter dem Frontoclypeolabral-Apotom. Sieht man von den Antennengruben ab, so werden die großen Öffnungen von den „Wannen“ an den vorderen Tentorialarmen (WAT) seitlich begrenzt (Abb. 7, 17). Die Mandibelfenster reichen von den „Wannen“ bis in Höhe der beiden „zahnartigen Vorsprünge“ des dorsalen Apotom, wo die Oralbalken ihre medialen Grenzen bilden (Abb. 7, 17). Zwischen den Balken liegt der „Oralrahmen“ (sensu Bitsch 1966). In ihm artikulieren die Maxillen, Mentum und Praementum. Er wird unten besprochen.

Die großen Mandibeln mit ihren gewaltigen Adduktoren erfordern eine besondere Verfestigung der Kopfkapsel im Bereich ihrer Gelenke. Auch die craniocardinalen Gelenke der Maxillen (MxG), die als wohl ausgebildete Zapfen am ventralen Kopfvorderrand stehen, bedürfen der Stabilisierung (Abb. 17). So müssen an den großen Öffnungen für die Mundwerkzeuge und besonders an den 3 erwähnten Gelenken, die durch Muskelarbeit entstehenden Kräfte durch eine Rahmenkonstruktion (Strenger 1952) aufgefangen werden.

In vielen Fällen sichert eine Epistomalleiste die sekundären Mandibelgelenke, die aber bei *Cicindela campestris* fehlt. Die dorsale, transversale Versteifung erfolgt an diesem Kopf durch das stark sklerotisierte Frontoclypeolabral-Apotom. Materialanhäufung auf breiter Fläche bringt den halbsessilen oder hemiedaphischen Cicindelidae-Larven (Eisenbeis & Wichard 1985) keinerlei Nachteile, da Gewichtseinsparung nicht nötig ist. Die Condyli sind durch die breite Verwachsung der vorderen Tentorialarme mit den Paraclypei zusätzlich versteift (CsMdG, Abb. 7).

Die innere „Wannenbildung“ am vorderen Tentorialarm (WAT) gewährleistet eine stabile Verbindung zwischen dem sekundären Mandibelgelenk und der seitlichen Kopfkapsel. Durch die Verlängerung der „Wanne“ in die ventrad ziehenden Versteifungsleiste (sgs) werden die beiden Mandibelgelenke direkt miteinander verbunden. Diese Versteifungsleiste zieht hinter dem Mandibelfenster in bogigem Verlauf zur cranialen Gelenkhöhle des primären Gelenkes (Abb. 17). Dabei wird ein schwach sklerotisierter Saum zum Mandibelfenster abgegliedert. Vom Acetabulum führt sie, jetzt stärker ausgebildet, am Unterrand der Maxillarwanne (Abb. 13) zum ventrobasalen Oralbalken (OrBv). Dieser steht senkrecht auf der Versteifungsleiste (sgs) und bildet die Innengrenze der Maxillarwanne (MxW, Abb. 17). Der Dorsalrand der Maxillarwanne – zugleich die medioventrale Grenze des Mandibelfensters – erstreckt

sich vom Acetabulum des primären Mandibelgelenkes mediodorsad zum oberen Drittel des kräftigen Oralbalkens (Abb. 17). Die Maxillarwanne erhält so die Form eines nahezu senkrecht stehenden Dreieckes mit nach außen – zum Acetabulum – ausgezogener Spitze. Die Gelenkpfanne des primären Mandibelgelenkes ist damit durch die beschriebene Versteifungsleiste (sgs) in 2 Richtungen gefestigt: Nach hinten-oben zum sekundären Gelenk und zur Mitte Richtung Oralbalken.

Vom ventrobasalen Oralbalken zieht die Versteifungsleiste (sgs) in engem Bogen nach vorne und schließlich medialwärts zum Vorderrand der Submentalregion. An der Genze zu ihr geht sie in einen dorsad vorstehenden Zapfen über: das craniocardinale Maxillengelenk (Abb. 17). Die cranialen Gelenkzapfen sind beiderseits nach hinten als innere Versteifungsleisten verlängert. Äußerlich sind diese als ventrale Längsfurchen (LFd, Abb. 2) sichtbar. Caudal dieser Furchen wird die steil ansteigende Submentalregion durch eine quer verlaufende Mulde unterbrochen. Sie führt links und rechts hinter die ventralen Versteifungsleisten der Maxillarwannen (Abb. 4). Durch diese querziehende Profilverstrebung und die Versteifungsleisten sind die primären Mandibelgelenke ventral in einer Linie verbunden.

Zwischen Maxillengelenk und Oralbalken ist dorsal der Versteifungsleiste ein schmales, sichelförmiges Sklerit ausgebildet (vergleiche 7.1.5.). Es stellt die untere Grenze der Maxillenbucht (CMx) dar. Am Innenrand der Maxillarwanne verschmilzt es mit dem Oralbalken (Abb. 16–17). Über diesem Sklerit wird – bei abduzierter, gesenkter Maxille – das ventrale Cardosklerit (Kap. 5.3.1.) caudalwärts in das Kopfinnere gezogen.

4.2.4. Oralrahmen (Abb. 7, 16–17)

Der „Oralrahmen" – die große Öffnung für den Nahrungskanal, die Maxillen und die beweglichen Teile des Labium – wird seitlich durch die Oralbalken (OrB) begrenzt. Die auf 2/3 ihrer Höhe ausgebildete Schwäche-Naht (OrBs), an der das Frontclypeolabral-Apotom bei der Häutung nach vorne klappt, markiert im folgenden die Grenze zwischen ventralem und dorsalem Oralbalken (OrBv oder OrBd). Der dorsale Oralbalken stellt einen ventralen Fortsatz des Frontoclypeolabral-Apotom dar (Abb. 17).

Von oben gesehen erfolgt die Verbindung von ventralem und dorsalem Oralbalken medial und caudal des „zahnartigen Vorsprunges" scheinbar im Kopflumen, hinter dem nach vorne-oben ausgezogenen „Nasale" (Abb. 7).

Zwischen den weit in das Kopflumen ragenden, inneren Hinterrändern der Oralbalken zieht, in bogigem dorsalem Verlauf, eine sklerotisierte Querverbindung. Dieser Querbalken, von Bitsch (1966) als „barre transverse hypopharyngien" bezeichnet, stabilisiert den „Oralrahmen" und gibt dem sklerotisierten Boden des Nahrungskanales Halt (Kap. 5.4.1., 6.1.). Er ist ein Teil des Hyopharynx, und wird im folgenden, in Anlehung an Bitsch (1966), abgekürzt als „barre transverse" (btr, Abb. 7) bezeichnet.

Die eingangs erwähnte, dorsale Längsfurche (LFd, Abb. 2) beginnt am Kopfvorderrand, medial des „zahnartigen Vorsprunges" (zV) als vertikale Verschmelzungsplatte. Diese verbindet dorsalen Oralbalken, Kopfvorder- und Dorsalseite. Sie ist halbkreisförmig nach hinten offen und teilt sich so in eine obere und untere, vertikale Versteifungsleiste.

Die dorsale Versteifungsleiste verliert während ihres nach hinten gerichteten Verlaufes schnell an Höhe und geht in die dorsale Kopfkapsel über. Äußerlich entspricht sie der dorsalen Längsfurche (LFd).

Die untere, vertikale Versteifungsleiste, die äußerlich nicht sichtbar ist, geht in den dorsalen Oralbalken ein. Dieser verschmilzt mit dem ventralen Oralbalken und der „barre transverse". Da die hypopharyngealen Anteile oberhalb der funktionellen Häutungsnähte (OrBs) mit den dorsalen Oralbalken verschmelzen (Abb. 16), ist bei Exuvien auch stets der sklerotisierte Boden des Nahrungskanales mit dem nach vorne geklappten Frontoclypeolabral-Apotom verbunden.

Vorne-oben wird der „Oralrahmen" durch die sklerotisierte Unterseite des „Nasale" begrenzt, die den Anfang des Epipharynx bildet (Kap. 6.1.). Die Sklerotisierung ist hufeisenförmig nach hinten offen. Die beiden Hinterränder gehen ohne Nahtbildung über die äußeren, dorsalen Oralbalken in das hinter dem „Nasale" gelegene, seitliche Frontoclypeolabral-Apotom ein (Abb. 17).

5. Kopfgliedmaßen und ihre Muskulatur

5.1. Antenne

5.1.1. Allgemeines (Abb. 2–4, 8–9, 15)

Die Lage der Antenne und ihre Beziehungen zur Mandibel wurden besprochen. Besonders sei an die mögliche, wechselseitige Wirkungsweise zwischen stärker sklerotisierter, anterodorsaler Antennenmembran (AntRd) und der zum Acetabulum ausgezogenen Mandibelbasis erinnert.

Die akondyle, 4gliedrige Antenne zeigt während der Lauerstellung nach oben und außen. Sie ist insgesamt etwas nach innen gebogen, da die Glieder selbst geringfügig medialwärts gekrümmt sind (Abb. 2–4). Sie folgt damit in etwa dem Verlauf des distalen Mandibelabschnittes während der Abduktion. In dieser Lage ist eine Vor- oder Abwärtsbewegung der Antenne unmöglich, da die mediodorsale Mandibelbasis das 1. Glied (Scapus) von vorne und der Seite umgreift.

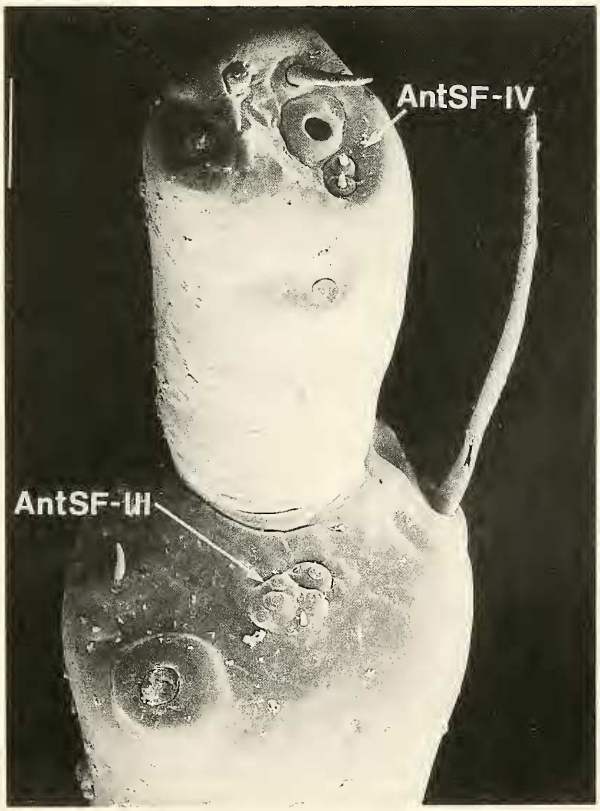


Abb. 9. Antennomere III-IV; Blick auf die Medioventralseite; Sinneshaare größtenteils abgebrochen. – Maßstrich: 40 µm.

Der Scapus (Scp) ist über eine Membran mit dem unvollständigen Antennalring und der Kopfseitenwand eingelenkt. Die anteroventrale Begrenzung des Antennenfensters durch die Kopfseitenwand ist vor der Subantennalnaht nach oben ausgezogen, stellt aber keinen Gelenkpunkt (Antennifer) dar, da am Scapus eine passende Aussparung fehlt (Abb. 4, 15). Die an das Mandibelfenster grenzende Membranseite ist mit Trichomen besetzt (Abb. 8a). Diese könnten ein Verschmutzen des langgezogenen, tiefen Spaltes zwischen Antennen- und Mandibelmembran verhindern.

Die Antennenglieder weisen ein Längenverhältnis von 1,8 : 2 : 1,4 : 1 zueinander auf, wobei das Grundglied den größten Durchmesser hat. Jedes folgende Glied ist dünner als das vorhergehende. Am längsten Glied, dem Pedicellus, sind die meisten Sinneshaare ausgebildet. Das vorletzte Glied (Antennomer III) trägt anteroapikal ein sehr kleines Sinnesfeld in Form eines membranösen Areals mit winzigen Sinneshaaren (AntSF-III, Abb. 9). Das kleinste, letzte Glied trägt apikal ein größeres Sinnesfeld (AntSF-IV, Abb. 9) mit einem langen Sinneshaar. Subapikal sind 2 weitere große Setae vorhanden (Abb. 2–4).

5.1.2. Muskulatur

Die Antenne wird durch 3 Muskeln bewegt, die alle am Tentorium entspringen und am Scapus über lange Sehnen inserieren. Ein ausschließlich als Pro- oder Retraktor wirkender Muskel ist nicht ausgeprägt.

M 1: M. tentorioscapalis anterior (Abb. 12–15, 22) (Kéler: 1.; Matsuda: m. 51): Der kräftigste Muskel der Antenne besteht aus kleineren, vorderen Partien und einem großen, fächerförmigen Muskelzug, welcher an der gesamten Oberseite des dorsalen Tentorialarmes entspringt (M 1, Abb. 22). Sein Ursprung erstreckt sich weiter distad am dorsalen Arm als die Anheftungen der übrigen Antennenmuskeln. Seine vorderen Partien entspringen an der ausgehöhlten Hinterseite des vorderen Tentorialarmes (Abb. 15). Die beiden Muskelzüge inserieren an der anterodorsalen Scapusbasis. M 1 dient als Levator in mediorostraler Richtung.

M 2: M. tentorioscapalis posterior (Abb. 12–15, 22) (Kéler: 2.; Matsuda: m. 53): Der konvergentfaserige Muskel entspringt an der Unterseite des dorsalen Tentorialarmes, läßt aber dessen Außenrand und seine ventrobasale Ecke für andere Muskelursprünge frei (Abb. 12). Die vordersten Muskelzüge entspringen ebenfalls an der Hinterseite des vorderen Tentorialarmes, ventral der vorderen Partien von M 1 (Abb. 15). Er inseriert an der nach innen gezogenen, posteroventralen Scapusbasis. Der Muskel ist Antagonist zu M 1 und M 3 und senkt die Antenne nach unten-hinten.

M 3: M. tentorioscapalis medialis (Abb. 12–15, 22) (Kéler: 4.; Matsuda: m. 52): Der schwächste Muskel der Antenne hat seinen Ursprung zwischen M 1 und M 2 an der äußeren Unterseite des dorsalen Tentorialarmes (Abb. 22). Er inseriert an einem deutlichen Fortsatz der posterodorsalen Scapusbasis (Abb. 15). Der Muskel wirkt, wie M 1, ebenfalls als Heber, aber in caudomedialer Richtung.

5.2. Mandibel

5.2.1. Allgemeines (Abb. 2–4, 10–11, 21–22)

Die Lage der Mandibel, die Dorsalkippung ihrer Basis und die Begrenzung ihres Fensters wurden erörtert.

Der Basalrand der Mandibel besitzt die Form eines gerundeten Dreieckes, dessen obere Spitze zum Acetabulum des dorsalen, sekundären Gelenkes stark verlängert ist. Seine Gelenkpfanne bildet keine geschlossene Wanne, sondern ist zum seitlichen Basalrand der Mandibel, in Richtung der Abduktorsehnen-Insertion, offen (Abb. 10). Unter der Gelenkhöhle liegt die Aussparung, in die die verlängerte Oberseite der „Wanne“ am vorderen Tentorialarm rostrad ausgezogen ist. In der unteren, äußeren Ecke befindet sich der ausgeprägte Condylus des ventralen, primären

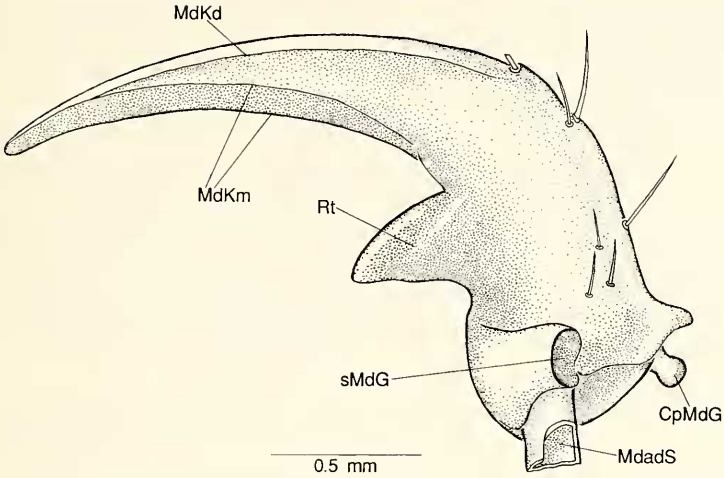


Abb. 10. Rechte Mandibel, Dorsalansicht.

Abb. 11. Rechte Mandibel, Dorsomedialansicht. Pfeile markieren eingesenkte, konische Sensillen.

Gelenkes (CpMdG). Etwa in der Mitte einer Verbindungslinie zwischen den Gelenken inseriert, an einem nach außen gewölbten Vorsprung, die Abduktorsehne (MdabS, Abb. 22). Im ventromedialen Winkel der Mandibelbasis ist die mächtige Adduktorsehne ausgebildet (Abb. 10).

Der basale Mandibelabschnitt behält, abgesehen vom Retinaculum (Rt), seine Breite bei, verliert aber ca. 2/3 seiner Höhe. Distal des Retinaculum beschreibt die Mandibel einen langgezogenen 90°-Bogen nach innen und verschmälert sich kontinuierlich bis zu ihrer abgerundeten Spitze. Am Ende des basalen Drittels der Mandibel ist medial das Retinaculum (Rt) ausgebildet. Es ist von dolchförmiger Gestalt (Abb. 10). Sein Vorderrand ist gerundet und wesentlich dicker als sein gegenüberliegender, flach auslaufender Hinterrand. Das Retinaculum und die lateral gelegene, nach oben ansteigende Mandibelfläche sind muldenförmig vertieft (Abb. 10–11). Diese Mulde läuft proximal des Retinaculum zur Mitte aus.

Da die beiden Mandibeln asymmetrisch gebaut sind, ruhen bei einer Adduktion die distalen Abschnitte hintereinander (4.1.1.). Adduziert liegen jedoch beide Retinacula unter dem „Nasale", ihre flach auslaufenden Hinterränder medial der Oralbalken; dabei zeigen ihre Spitzen jederseits in Richtung dorsales Praementum. Die proximal der Retinacula vorhandenen Mulden kommen so über den basalen Stipesabschnitten zu liegen.

Am distalen Mandibelabschnitt begrenzen zwei Innenkanten (MdKm) die schwach gekehlte Medialseite. Zusätzlich ist eine dritte, dorsolaterale Kante (MdKd) vorhanden (Abb. 10–11). Die Ventralseite der Mandibel ist nur schwach gewölbt. Distal des Retinaculum wird sie innen durch die medioventrale Kante begrenzt, ventrolateral geht sie in scharfem Bogen in die Außenseite über. So besitzt der distale Mandibelabschnitt einen trapezförmigen Querschnitt mit nahezu ebener Medial- und Dorsalseite (Abb. 21).

Auf der Außenseite, distal des Retinaculum sind 3 kräftige Setae ausgebildet, proximal mehrere schwächere. Der distale Mandibelabschnitt besitzt sowohl dorsal, als auch medial, in Reihen angeordnete, eingesenkte konische Sensillen (Abb. 11).

5.2.2. Muskulatur

An der Mandibel inserieren 3 Muskeln, von denen wahrscheinlich aber nur 2 für die Bewegung verantwortlich sind. Diese beiden Muskeln füllen nahezu das gesamte ventrale Kopflumen hinter dem Tentorium.

M 4: M. craniomandibularis internus (Abb. 12–14, 16, 21–22) (Kéler: 11.; Matsuda: m. 21):

Der Adduktor ist mit Abstand der größte Muskel des Larvenkopfes von *C. campestris*. Seine mächtige Sehne (MdadS) ist stark verästelt. Hier sollen jedoch nur die 4 großen, zusammenhängenden Hauptäste besprochen werden, die bei Dünnschnitten und Präparationen auffallen. Sie entspringen alle dem hier als Stamm bezeichneten, kräftigsten Hauptast.

Dieser Stamm liegt, als nach innen gekrümmter, stark sklerotisierter Balken, im oberen Drittel der lateralen Kopfkapsel. Stets ist seine Dorsalseite kräftig ausgebildet (Abb. 12). Er läuft schließlich in Höhe des 1. Hauptauges als breiter, horizontaler Hauptast aus (Abb. 22).

Nahe der Mandibelbasis, vor dem Tentorium ist der erste Hauptast abgespalten (M 4–1). An ihm inserieren Muskeln, die breitflächig, lateral und caudal der hinteren Tentorialgruben, der Ventralwand entspringen (M 4–1, Abb. 22). Die Ursprungsfläche dieser Muskeln beginnt lateral der cranialen Partie von M 7, pars 1 (Kap. 5.3.2.), weiter hinten grenzt sie an die mediane Versteifungsleiste (Abb. 16). – Vom Stamm ist hinter dem vorderen Tentorialarm der zweite, ventrale Hauptast abgetrennt (M 4–2, Abb. 12). An dieser Sehne inserieren Muskeln, die seitlich und hinter den ersten, anteroventralen Partien (M 4–1) entspringen. – Der kräftige, nun sehr stark verbreiterte Stamm spaltet, bevor er ausläuft, nochmals einen Ast ab.

An diesem dorsomedialen Ast (M 4–3, Abb. 12) und an dem schon vorher abgetrennten 2. ventralen Anteil (M 4–2) inserieren unter anderem auch die Muskeln, die der medianen, hinteren Verschmelzungsplatte (Vpl) entspringen (Abb. 21). – Der restliche, dorsolaterale Hauptast zieht, unter ständiger Verbreiterung, neben dem Gehirn (Cer) caudad. Hinter dem vorderen Hauptauge (S-1) sind zwischen ihm und der hinteren, seitlichen Kopfwand kräftige Muskeln ausgebildet. Caudal des hinteren Hauptauges (S-5) empfängt der auslaufende Hauptast alle Partien des Adduktors, die an der hinteren Kopfwand und an der Postoccipitalleiste ihren Ursprung nehmen (M 4–4, Abb. 22).
Besonders ungewöhnlich ist ein Muslelzug, der oben durch das Hinterhauptsloch zieht und am Pronotum entspringt (MdadM-Prn, Mandibeladduktor-Muskel mit Ursprung am Pronotum, Abb. 14, 21). Er endet am dorsomedialen 3. Hauptast des Mandibeladduktor-Apodem, an dem auch Muskeln inserieren, die von der hinteren, dorsalen Kopfwand kommen, ungefähr auf Höhe zwischen den beiden Hauptaugen.

M 5: M. craniomandibularis externus (Abb. 12–14, 22) (Kéler: 12.; Matsuda: m. 23):
Der Abduktor der Mandibel ist in eine untere und obere Partie geteilt. Beide inserieren an einer langen, unverzweigten, caudoventrad ziehenden Sehne (MdabS), die beweglich mit dem äußeren Basalrand der Mandibel verbunden ist. Die zwei Muskelzüge verlaufen zwischen den lateroventralen (M 4–2) und dorsolateralen (M 4–4) Hauptzügen von M 4 (Abb. 12).

Die Ursprungsfläche der unteren Partie (M 5, pars 1) liegt, steil nach unten-hinten gezogen, an der seitlichen und ventralen Kopfwand. Sie beginnt dorsal der beiden vorderen Anteile von M 4, in Höhe der Antenne und reicht fast bis zur maximalen Ventralausdehnung des Cranium, hinter die vorderen Partien von M 4–2. Dieser lateroventrale Muskelzug des Abduktors inseriert anteroventral an der Sehne.
Die obere Partie (M 5, pars 2) nimmt ihren vorderen Ursprung an der hinteren, seitlichen Kopfwand, wo diese medialwärts abbiegt, ventral von M 4–4 (Abb. 22). Die Ursprungsfläche setzt sich, nach unten abgeschrägt, caudomediad auf der fast vertikalen Kopfhinterwand fort bis ventral der hinteren Adduktorenanteile (M 4–2, Abb. 13). Dieser laterocaudale Muskelzug inseriert caudodorsal an der Sehne.

M 6: M. hypopharyngomandibularis (Abb. 13) = M. tentoriomandibularis, (sensu Honomichl 1975, der ihn topographisch bezeichnet) (Kéler: 13.; Matsuda: m. 26):
Dieser dünne Muskel entspringt dem lateralen, vorderen Tentorialarm. Er zieht in die Mandibelbasis und teilt sich in 2 Bündel (Abb. 13). Die ventrale Partie inseriert unweit vor dem Adduktorapodem und hinter dem Retinaculum. Der dorsolaterad ziehende Zug inseriert in der zur Gelenkpfanne ausgezogenen Mandibelbasis. Eine Sehne konnte nicht ausgemacht werden. Die Origo des Muskels am vorderen Tentorialarm wurde auch bei Präparationen gefunden. Daß dieser Y-förmige Muskel, der nur aus wenigen Fasern besteht, zur Bewegung der Mandibel beiträgt, ist kaum anzunehmen. Vielleicht kommen ihm propriorezeptorische Aufgaben zu.

5.2.3. Funktion

Beim Fangschlag umschreiben die Mandibeln eine 1/4 Kreisbewegung. Dabei werden die distalen Mandibelabschnitte blitzartig von hinten-oben, lateral der Antennen, nach vorne-unten, an den Kopfvorderrand adduziert. Gleichzeitig wird der Kopf nach hinten geschleudert (Abb. 1). Die Mandibeln dienen als Fangwerkzeuge. Die Bezeichnung „Schlagmandibel“ kommt ihrer Funktion am nächsten (hörbarer Mandibelschlag). Das Opfer wird bei der Fanghandlung stark gequetscht oder zerschnitten. Während des Fangschlages scheren die Mandibeln gegeneinander, wobei die Ventralseite der rechten Mandibel an der dorsolateralen Kante der linken entlanggeführt wird.

Über die proximal des Retinaculum vorhandene Mulde könnte Körperflüssigkeit zerschnittener Opfer und/oder verflüssigte Nahrung bei einer Adduktion der Mandibel direkt zum basalen Abschnitt des Stipes und des Praementum abfließen. Das medialwärts zeigende, adduzierte Retinaculum drückt Nahrungsbrocken gezielt

zwischen Praementum und Stipesbasis, dem Ort der weiteren mechanischen und chemischen Aufbereitung. Dies folgere ich aus der Beobachtung, daß die Mandibeln, nach der Fanghandlung, ab und zu bewegt werden (Kap. 6.3.).

Der ungewöhnliche Ursprung einer Mandibeladduktor-Partie am Pronotum kann im Zusamenhang mit der Fanghandlung gesehen werden. Möglich wäre, daß durch die Lage dieser Adduktorpartie der Mandibelschlag mit dem gleichzeitigen Zurückwerfen des Kopfes koordiniert ist. Auch sein Ursprung hinter dem Kopfsenker oder Kopfrotator (Kéler: 57., Abb. 21) kann unter dem Aspekt des Beutefangverhaltens betrachtet werden. Nach Faasch (1968: 495–496) wird Beute, die sich von der Seite nähert, mit fast gleicher Wahrscheinlichkeit ergriffen, wie solche, die sich von hinten nähert. Die Larven drehen sich beim Fangsprung um 90 ° und ergreifen die Beute wiederum von hinten. Dann würde diese Adduktorpartie mit dem, in diesem Fall als Kopfrotator wirkenden Muskel, synchron arbeiten.

Außer zum Beuteerwerb werden die Mandibeln auch als Grabwerkzeuge eingesetzt. Beim Wohnröhrenbau beobachtete ich, wie die Larven das Erdreich mit Hilfe ihrer Mandibeln bearbeiteten. Dabei werden sicherlich die dorsolateralen Kanten der Mandibeln benutzt. Waren die Larven schon tiefer eingegraben, wendeten sie sich im Loch und schoben die Erde zum Ausgang. Selten wurde die Erde weggeschleudert, indem der Kopf, wie bei der Fanghandlung, nach hinten geworfen wurde. Meistens wurde die Erde an der Öffnung zur Gestaltung des Einganges mit der glatten Kopfunterseite festgedrückt (cf. Burmeister 1939, Faasch 1968).

5.3. Maxille

5.3.1. Allgemeines (Abb. 2–4, 7, 16–19)

Die Begriffe ventral, dorsal, innen und außen gelten besonders bei der Maxille im vergleichend morphologischen Sinne. So liegt bei abduzierter, gesenkter Maxille die Dorsalseite „hinten", die Innenseite „oben", die Ventralseite „vorne" und schließlich die Außenseite „unten". Da dies, je nach Lage der Maxille, mehrere Angaben erfordert (Körper- bzw. Stipesachse) wird im Text oftmals auf Abbildungen verwiesen.

Die lange, schlanke Maxille ist etwa halb so lang wie der Kopf und inseriert lateral im Oralrahmen, ventromedial vor der Mandibel. Ihre Hauptbewegungsrichtung ist von unten-hinten nach vorne-oben gerichtet. Während der Lauerstellung ist die Maxille (Mx) gesenkt und abduziert. Dabei schmiegt sie sich der Maxillarwanne an, wobei Galea (Ga) und Palpus (Pmx) rechtwinklig zum Stipes nach oben zeigen (Abb. 7). Zwischen Stipes (St) und den basal verwachsenen Grundgliedern von Galea und Palpus verläuft dorsal eine querliegende Skleritspange, die Emden (1935) als „Schaltspange" (Ssp) bezeichnet. Diese wird auch als Lacinia gedeutet (7.2.3.). Der Cardo ist zweigeteilt. Das ventrale Cardosklerit (Cdv) artikuliert durch ein sklerotisiertes Gelenk mit der Kopfkapsel. Dieser Umstand und die rein membranöse Verbindung zwischen ventralem Cardo und basalem Stipesrand, vor allem aber die Muskelinsertionen am Stipes lassen vermuten, daß der Stipes und mit ihm passiv das ventrale Cardosklerit, in gewissem Grade kippbar ist.

Das ventrale Cardosklerit (Disticardo, Matsuda 1965), an dem lateral der Maxillen-Abduktor und -Senker inseriert, ist in etwa dreieckig. In der äußeren Ecke steht eine auffällige Seta (Abb. 3). An seinem caudomedialen Basalrand besitzt das ventrale Cardosklerit (Cdv) eine nach hinten offene, halbkreisförmige Einbuchtung, die mit dem cranialen Gelenkzapfen am Kopfvorderrand artikuliert (Abb. 17). Dieses spezielle Gelenk erlaubt dem ventralen Car-

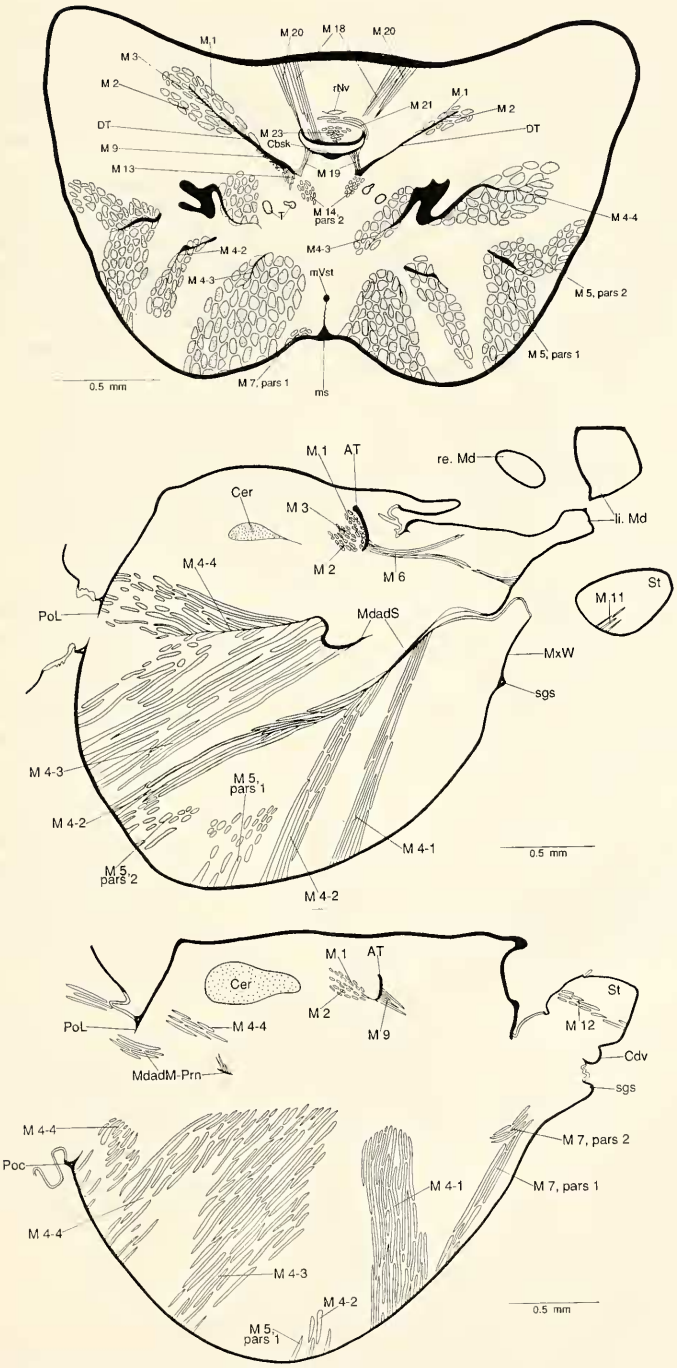


Abb. 12.–14. Dünnschnitte. – 12 (oben). Querschnitt, Schnittebene (A) siehe Abb. 2 und Abb. 22; Schnittverlauf leicht schräg: von dorsoposterior nach ventroanterior und von links vorne nach rechts hinten. – 13.–14. Sagittalschnitte durch eine unausgehärtete Larve, Membranen der äußeren Kutikula weiß; Schnittebenen siehe Abb. 2. – 13. Schnittebene (B). – 14. Schnittebene (C).

dosklerit Heb- und Senk-, Ab- und Adduktions-Bewegungen, zusätzlich eine geringe Kippung um seine Längsachse.

Der basale Außenrand des ventralen Cardo folgt der Form des Vorderrandes der Maxillenbucht (Abb. 3). Die großflächige, membranöse Verbindung mit dem ventralen Kopfvorderrand, caudolateral seines Gelenkes, erlaubt weitreichende Bewegungen des Disticardo. Abduziert und gesenkt ist er so weit in die Maxillenbucht gezogen, daß seine einzige Seta gerade noch zu sehen ist.

Die vor seiner Gelenkgrube gelegene Spitze liegt in einer keilförmigen Aussparung der ventrobasalen Stipesseite, die mediobasal von einem schmalen Stipesfortsatz begrenzt wird (Abb. 17). Das spitz ausgezogene, ventrale Cardosklerit und die ventrobasale Stipesseite werden durch die sehr schmale Cardino-Stipitale-Naht (Weidner 1982) getrennt. Dieser enge Spalt und die Lage des Disticardo in der keilförmigen Aussparung des Stipes dienen der Weiterleitung von Zug- und Druckkräften. Wird der Cardo abduziert, drückt sein medial des Gelenkes gelegener Abschnitt gegen den Stipes. Umgekehrt schiebt der Rand des keilförmigen Stipesausschnittes den mediobasalen Abschnitt des Disticardo nach hinten, wenn der Stipes adduziert wird. Dabei wird der laterale Anteil des ventralen Carosklerites aus der Maxillenbucht bewegt (vergleiche Abb. 3).

Der innere Cardoring (Cdi, Basicardo, Matsuda 1965) ist sehr dünn und besitzt keine Muskeln (Abb. 3, 17). Er steigt medial des Maxillengelenkes dorsalwärts und biegt über der basalen Stipesinnenkante fast rechtwinklig caudolaterad. Er zieht an den dorsalen Oralbalken unter den „barre transverse" (Abb. 16–17). Sein vorderer, dorsad ansteigender Teil ist nur schwach, während sein oberer, hinterer Teil kräftiger sklerotisiert ist. Er ist mit Oralbalken und ventralem Kopfvorderrand beweglich verbunden. Der innere Cardoring erhält dadurch eine Hauptschwingungsebene: Von vorne-innen nach hinten-außen oder umgekehrt, je nach dem, ob die Maxille abduziert und gesenkt oder adduziert und gehoben wird. Eine horizontale Lageänderung der inneren Cardospange konnte nicht beobachtet werden.

Innen ist der Basicardo mit dem Mentum (Kap. 5.4.1.), außen mit dem Stipesbasalrand membranös verbunden. Auffällig ist ein „membranöses Polster" zwischen ventrobasalem Abschnitt des Cadoringes, ventralem Stipesbasalrand und ventralem Cardosklerit am Kopfvorderrand (Abb. 3, 18).

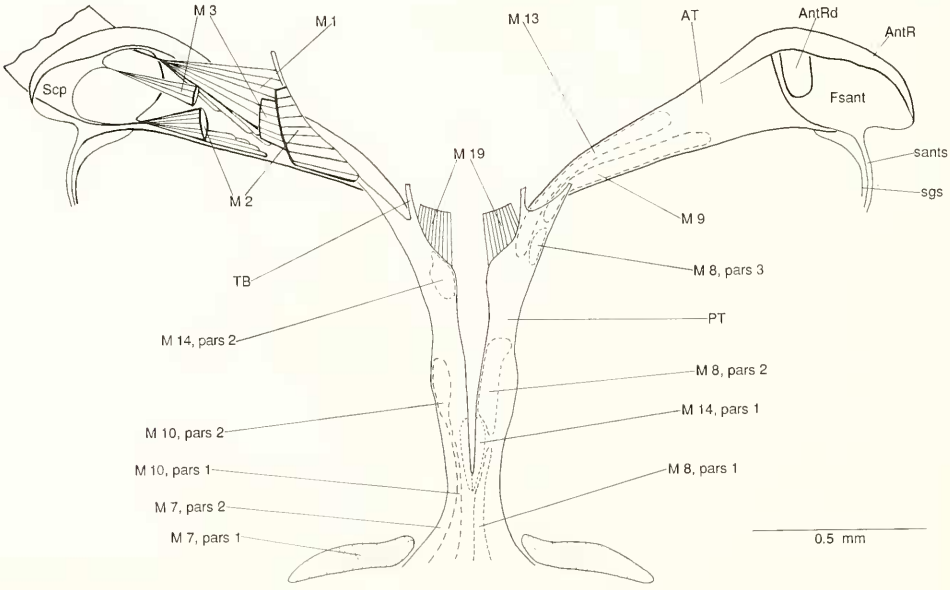


Abb. 15. Tentorium mit Muskelursprüngen, Caudalansicht; Tentorialbrücke und rechter, dorsaler Tentorialarm entfernt. Basal offene Muskelursprünge am Tentorium zeigen, daß diese Ursprünge vor dem Tentorium beginnen.

Der Stipes (St) ist langgezogen und abgeflacht. Er entspricht etwa der halben Maxillenlänge (Abb. 4, 17). Sein Distalrand ist von innen nach außen abgeschrägt. Die Innenseite ist als Kante ausgebildet. Auf ihr stehen proximal, fast in Reihe liegend, 3 erhabene, kuppenförmige Sporne und kleinere, weiter innen liegende, spitze Zapfen (Abb. 3, 16–17). Im Gegensatz dazu ist die gesamte Außenseite gerundet, läßt aber, zusammen mit der Ventralseite, basal die große Aussparung für das ventrale Cardosklerit und die ihn umgebende Gelenkmembran frei (Abb. 3, 17).

Die basale Hälfte der stipitalen Dorsalfläche ist, mit Ausnahme ihres Innenrandes, membranös. Ihr inneres Drittel ist mit zahlreichen, zum Teil in Reihen angeordneten Borsten besetzt, die zur Mitte hin an Zahl abnehmen und dabei größer werden. Distal geht diese membranöse Fläche in die sklerotisierte Dorsalhälfte und basal in eine Gelenkmembran über, die den dorsalen Stipesrand mit dem Oralbalken (Abb. 16) verbindet. Ventral geht diese Gelenkmembran in diejenige ein, durch die das ventrale Cardosklerit mit dem Cranium eingelenkt ist (Abb. 16). Da unter der dorsalen stipitalen Membran ein Depressormuskel inseriert (5.3.2.), wird dieser Bereich im folgenden als „dorsale, aktiv bewegliche Membran des Stipes" bezeichnet (dMSt).

Am Basalrand des sklerotisierten Stipes sind 2 fingerartige Fortsätze ausgebildet. Sie dienen Muskeln, die den Stipes kippen, dabei zwangsläufig auch heben und senken und ad- und abduzieren, als Insertion. Der dorsale Fortsatz liegt basal der aktiv beweglichen Stipesmembran und ist caudolaterad ausgezogen. Medial wird er vom inneren Cardoring umgriffen (Abb. 16). Der ventrale Fortsatz zieht vom ventralen Basalrand des Stipes mediocaudad, an der inneren Spitze des ventralen Cardo vorbei und endigt medial des craniocardinalen Gelenkzapfens (Abb. 17).

Die Grundglieder des Palpus (Pmx) und der Galea (Ga) sind sowohl dorsal als auch ventral durch eine Membran verbunden (Abb. 2–3). Die so verwachsenen Glieder gelenken über den lateralen Basalrand des 1. Palpengliedes mit dem Stipesaußenrand. Die Innenränder der beiden Basalglieder sind durch eine großflächige Membran mit dem abgeschrägten, distalen Stipesrand verbunden. Diese großflächige Membran erlaubt ein weites Spreizen von Palpus und Galea und eine Adduktion bis an den Stipesinnenrand. Etwa in der Mitte dieser großflächigen Membran liegt dorsal die schmale „Schaltspange" (Ssp), die 3 große Setae trägt (Abb. 2, 7, 16).

Der Maxillarpalpus (Pmx) ist 4gliedrig (Abb. 2–4, 16). Sein Grundglied ist ca. um ein Drittel kürzer als die restlichen Glieder zusammen. Dorsal, am Spalt zum 1. Glied der Galea (Subgalea), sind 2, an der Außenseite – oft variabel, je nach linker oder rechter Seite, oder nach Individuum – 3 bis 4 kräftige, serial angeordnete Setae zu finden (Abb. 2, 4, 7). Ventroapikal ist ein weiteres Sinneshaar vorhanden. Das 2. Glied des Palpus ist das kürzeste und trägt keine Haare. Das 3. Glied ist geringfügig länger als das zweite. Apikal steht auf ihm außen und innen je 1 Sinneshaar. Das 4. Glied ist das schmalste, fast so lang wie zweites und drittes zusammen und unbeborstet. An seiner Spitze ist eine deutliche Sinneskuppe ausgebildet, subapikal finden sich digitiforme Sensillen (dSn, Abb. 19).

Die 2gliedrige Galea (Ga) ist ungefähr genauso lang wie der lateral gelegene Palpus (Abb. 2–3, 7). Das 1. Glied ist etwas länger als die beiden ersten Palpenglieder zusammen. Seine Basalhälfte ist außen mit dem 1. Palpenglied verwachsen. Die distale Hälfte der Subgalea bildet einen Hohlzylinder. Auf der Innenseite fallen dort 3 in Reihe stehende, kräftige Setae auf (Abb. 2–3, 7, 17). Die Zahl dieser Setae variiert mit den Larvenstadien: Larvenstadium 1 trägt hier 1, die Larve im 2. Stadium 2 und das 3. Larvenstadium 3 Sinneshaare. Das 2. Glied (Distigalea) ist ca. um ein Drittel kürzer als die Subgalea und deutlich schmäler. Es trägt 5 Setae, wobei eine apikal, 3 außen in einer Längsreihe und eine dorsal angeordnet sind.

5.3.2. Muskulatur und deren Aufgaben

Die Maxille besitzt 6 Muskeln, 2 entspringen am Stipes, 4 an der Kopfkapsel.

M 7: M. craniocardinalis externus (Ab. 12, 14–17) (Kéler: 15. und/oder 17. M. tentoriocardinalis; Matsuda: m. 1 und/oder m. 3):

Dieser Muskel besteht aus zwei Anteilen. Der Ursprung des kräftigeren Zuges (M 7, pars 1) liegt seitlich und hinter den hinteren Tentorialgruben (Abb. 16) am Cranium, medial und vor den vordersten Origines des Mandibeladduktors (M 4–1). Der schwächere Anteil (M 7, pars 2) entspringt am Außenrande des basalen Abschnittes des hinteren Tentorialarmes

(Abb. 15). Die beiden Muskelpartien inserieren am caudolateralen Basalrand des ventralen Cardosklerites über eine mit ihm beweglich verbundene Sehne.

Durch die Kontraktion von M 7 wird der ventrale Cardo und mit ihm die ganze Maxille abduziert und gesenkt. In dieser Lage ist der laterale Teil des ventralen Cardo weitgehend caudad in die Maxillenbucht gezogen. Dabei drückt die Cardoinnenspitze die Stipesbasis nach vorne.

M 8: M. tentoriostipitalis primus (Abb. 15–17, 21) (Kéler: 18.; Matsuda: m. 4): Der kräftigste Stipesmuskel ist in 3 Züge aufgefächert. Der untere Anteil (pars 1) entspringt am hinteren, medialen Abschnitt der Submentalregion und am Innenrand der basalen Hälfte des hinteren Tentorialarmes. Der Ursprung des zweiten Muskelzuges (pars 2) beginnt unmittelbar darüber und reicht bis oberhalb des Dorsalknickes des hinteren Tentorialarmes (Abb. 15). Die Basis des dritten, schwächsten Anteiles (pars 3) liegt in einigem Abstand über pars 2, am Übergang von hinterem und vorderem Tentorialarm an der Außenseite der Basis des dorsalen Armes (Abb. 15). Die 3 Partien inserieren über eine kräftige, gegabelte Sehne am Innenrand der Stipesbasis (Abb. 17).

Bei einer Kontraktion von M 8 wird der Stipes und seine Anhänge gehoben und adduziert. Dabei wird der laterale Anteil des ventralen Cardosklerites nach vorne-oben aus der Maxillenbucht bewegt.

M 9: M. tentoriostipitalis secundus (Abb. 12, 14–17, 22): Sein breitgezogener Ursprung beginnt am basalen, dorsalen Tentorialarm (oberhalb von M 8, pars 3) und erstreckt sich bis zur Mitte des vorderen Tentorialarmes, unterhalb von M 13 (Abb. 15). Der Muskel verläuft konvergentfaserig zur Spitze des schmalen, ventralen Stipesfortsatzes (Abb. 17).

Seine Kontraktion bewirkt, bei gleichzeitiger Adduktion und Senken des Stipes, eine Ventralkippung der Stipesinnenkante.

M 10: M. tentoriostipitalis tertius (Abb. 15–16): Der dritte Stipesmuskel ist zweiteilig. Sein unterer Anteil (pars 1) entspringt am hinteren Teil der Submentalregion und am basalen, hinteren Tentorialarm, medioanterior des cranialen Ursprunges von M 7 und lateral der Basis von M 8, pars 1 (Abb. 15). Der obere Zug (pars 2) nimmt seinen Ursprung im Dorsalknick des hinteren Tentorialarmes, lateral und etwas unterhalb des Ursprunges von M 8, pars 2. Die Muskelzüge inserieren gemeinsam über eine Sehne am dorsalen Fortsatz der Stipesbasis.

Durch die Kontraktion von M 10 wird der Stipes samt Anhängen angehoben und zugleich die Stipesinnenkante dorsalwärts gekippt. Da seine Insertion geringfügig lateral des craniocardinalen Gelenkes liegt, ist eine gleichzeitige Abduktion denkbar.

M 11: M. stipitopalpalis internus (Abb. 13, 17) (Kéler: 23.; Matsuda: m. 10): Der flache Adduktor von Palpus und Galea entspringt der Stipesaußenseite. Er inseriert am etwas ausgezogenen, medialen Basalrande des Tastergrundgliedes, neben dem dorsalen Spalt zur Subgalea (Abb. 17).

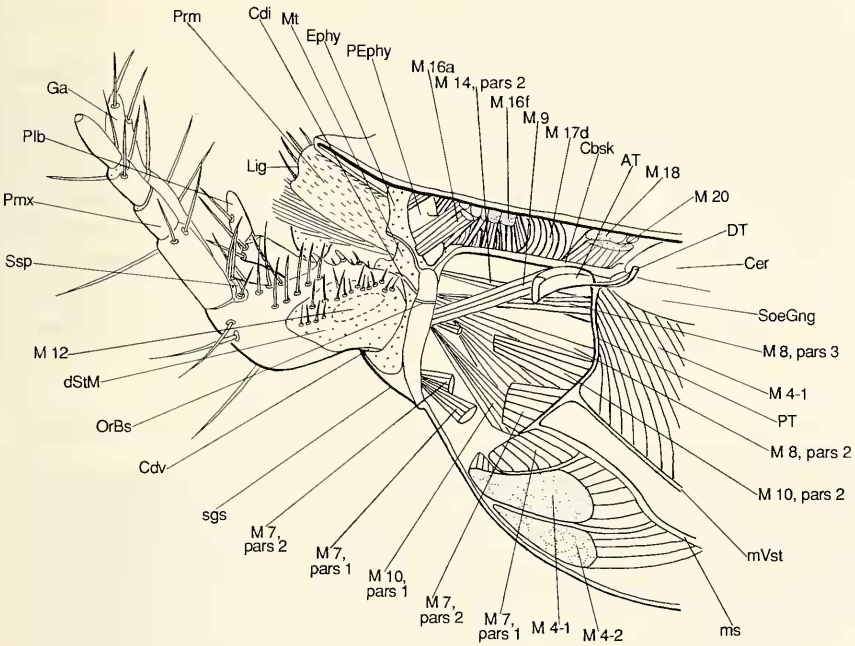
Adduziert M 11 den Palpus, wird die mit ihm verwachsene Galea mitgenommen.

M 12: Depressor der dorsalen stipitalen Membran (Abb. 14, 16–17): Dieser dünne Muskel zweifelhafter Herkunft (cf. 7.2.3.) verläuft quer im proximalen Drittel des Stipes. Er zieht von der Ventralseite in leicht basaler Richtung zur Dorsalseite und inseriert dort an der Membranfläche (Abb. 16).

Seine Wirkungsweise kann nur mit dem Senken der Membran erklärt werden, also in Saug- oder Pumpbewegungen. Bei einer Relaxation des Muskels könnte die Membran auch eine Druckbewegung ausführen (vergleiche 6.3.).

5.3.3. Funktion

Nach der Fanghandlung dient die Maxille als Zerkleinerungswerkzeug und wird vor der Mandibel bewegt. Ihre mannigfaltigen Bewegungsmöglichkeiten lassen sie für die extraintestinale Vorverdauung als ideales Werkzeug zur Zerkleinerung erscheinen, indem bei ihrer Adduktion die mediale Kante von unten in die Beute geschlagen wird. Dabei könnten die Rotationsbewegungen des Stipes eine Rolle spielen. Die Galea könnte mit Hilfe ihrer medialen Setae Halte- und Schiebefunktion



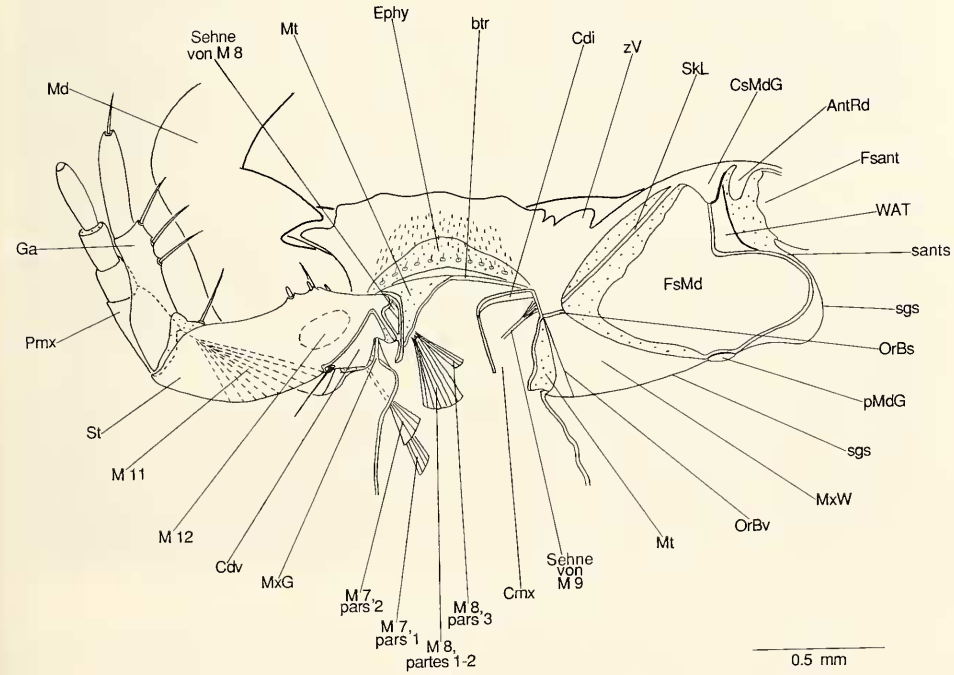


Abb. 16.–17. Teilansichten auf die Kopfkapsel. – 16 (oben). Innenansicht, Blick von oben hinten; Muskeln in der vorderen Kopfhälfte und die Dorsalseite der linken Maxille. – 17. Kopfkapsel von vorne links, rechte Maxille von ventral; Labium, linke Maxille und Mandibel entfernt.

ausüben. Auch die auf der dorsalen Stipesseite gelegene, aktiv bewegliche Membran läßt eine wichtige Beteiligung bei der Verflüssigung der Nahrung vermuten.

Durch das „membranöse Polster" (Resilinkutikula?), zwischen ventrobasalen Anteil des Cardoringes (Cdi) und ventralem Basalrand des Stipes am Kopfvorderrand (Abb. 18), könnte bei einer Ventralkippung der Stipesinnenkante und/oder beim Heben des Stipes Kraft gespeichert werden. In dieser Lage wird der ventrale Stipesbasalrand gegen das „Polster" gedrückt. Der ventrale Anteil des Cardoringes und die Seitenwand des Praementum verlaufen parallel. Bei vorgeschobenem Praementum wird der ventrobasale Abschnitt des Cardoringes vom Praementum zur Seite gedrückt. Durch die Elastizität des Polsters könnte stets ein enges Anliegen des Cardoringes an der praementalen Seitenwand gesichert sein. So könnte verhindert werden, daß Nahrungsbrei zwischen das hier weit einfaltbare, membranöse Mentum gelangt.

Möglich wäre, daß der ventrale Stipesfortsatz die Maxillen-Adduktion und -Anhebung blockiert, indem seine Spitze gegen die mediale Basis des cranialen Gelenkzapfens stößt. Da der craniale Zapfen caudad ausläuft, wäre eine solche Blockierung auch bei ventrad gekipptem Stipes gewährleistet. Die Funktion der „Schaltspange" (Ssp) könnte in einer Faltungscharakteristik liegen, so daß bei der Adduktion des Maxillarpalpus ein störungsfreier Knickmodus der Membran zwischen Palpus- und Galeagrundglied und dem Stipes gewährleistet ist.

5.4. Labium

Das Labium ist in 3 Abschnitte untergliedert. Die mit der Kopfkapsel verschmolzene Submentalregion (Smt), deren Umfang nicht eindeutig bestimmbar ist, dem häutigen Mentum (Mt) und dem Praementum (Prmt, Abb. 3–4).

5.4.1. Mentum (Abb. 3–4, 16–17, 21)

Das flexible, membranöse Mentum (Mt) ist wohl entwickelt und nur dorsal mit wenigen, winzigen Trichomen besetzt. Es ist ringförmig geschlossen und verbindet das gesamte Praementum membranös mit den umgebenden Skleriten. So sind weitreichende und leichtgängige Bewegungen des Praementum gewährleistet (Kap. 5.4.2.).

Ventral verbindet das Mentum das Vorderende der Submentalregion mit dem sklerotisierten Teil des Praementum. Lateral bildet es beiderseits, zwischen Praementum und inneren Cardoringen, eine membranöse Falte. Dorsolateral folgt das Mentum weiter den Innenrändern der caudolaterad ziehenden, inneren Cardoringen (Abb. 17). Diese werden dabei vom Mentum überdacht (Abb. 7). Vorne-oben ist es breit mit der behaarten Oberseite des Praementum verbunden und bildet einen Teil des Bodens der Praeoralhöhle (Abb. 7).

Seitlich führt der breitflächige, dorsale Abschnitt des Mentum an die Oralbalken (OrB) und die Seiten der „barre transverse" (btr, Abb. 7, 16). Dazwischen geht das weichhäutige Mentum über eine sanfte Wölbung in eine schwach sklerotisierte Zone über (PHphy, Abb. 7). Diese Platte des Hypopharynx ist mit dem mittleren Abschnitt der „barre transverse hypopharyngien" und dem Cibarialsklerit (Kap. 6.1.) verwachsen. Unter diese Platte kann das Mentum zurückgezogen werden, wenn die dorsalen Labialretraktoren (M 14) kontrahiert werden (Abb. 21).

5.4.2. Praementum (Abb. 3–5, 7, 16, 20–21)

Das Praementum steht direkt im Dienst der Nahrungsaufnahme und bildet dorsal den vorderen Teil des schwach sklerotisierten Bodens der Praeoralhöhle. Seine Ausdehnung, die starke Behaarung (Abb. 3, 5, 7, 21) und die hohe Beweglichkeit, besonders seiner rostralen und dorsalen, schwach sklerotisierten Bereiche, garantieren eine großflächige Berührung mit der verflüssigten Nahrung. Der ventrale und laterale Abschnitt des Praementum dagegen ist stark sklerotisiert. An ihm sind ventral die Palpengruben ausgespart, in denen, von den Palpengrundgliedern abgetrennte Doppelsklerite, artikulieren.

Von ventral gesehen hat der sklerotisierte Teil des Praementum die Form einer nach vorne zeigenden Herzspitze. Es trägt medial 2 größere, laterocaudal 2 kleinere Setae (Abb. 3), wobei die hinteren beiden bei seiner Retraktion in das Kopfinnere gezogen werden. Medial ist die Ventralseite des Praementum zu einem nach caudal verlaufenden Balken ausgezogen, der im Kopf über der Submentalregion endet (APrmt). Dieses Apodem ist vertikal gestellt (Abb. 21)

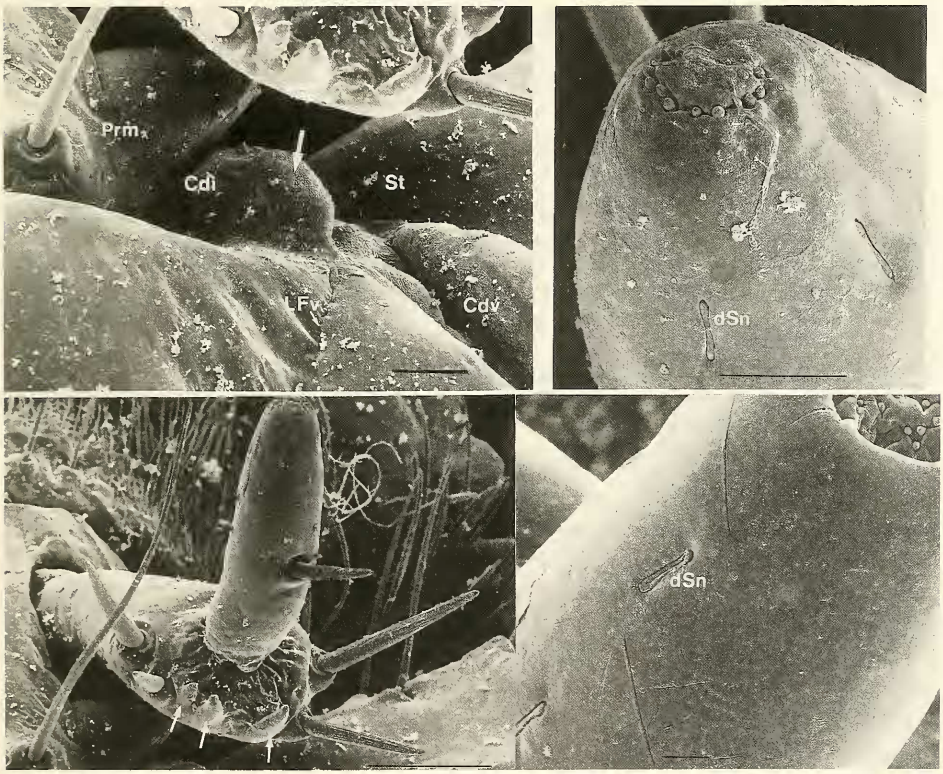


Abb. 18. (links oben). Blick auf den linken ventralen Kopfvorderrand; zwischen dem ventrobasalen Abschnitt des Cardoringes (Cdi), dem ventralen Stipesbasalrand (St) und dem ventralen Cardosklerit liegt ein „membranöses Polster" (Pfeil).

Abb. 19. (rechts oben). Glied IV des linken Maxillarpalpus, Ansicht von mediodorsal; digitiforme Sensillen (dSn) und apikales Sinnesfeld.

Abb. 20. Linker Labialpalpus. – 20a (links unten). Blick von medioanterior; erstes Glied mit 3 spitzen „Dornen" (Pfeile), lateralen und medialen paarigen Setae. – 22b (rechts unten). Zweites Glied von ventromedial, digitiforme Sensillen (dSn); apikales Sinnesfeld kollabiert, Kutikula mit Rissen. – Maßstriche, 18: 40 µm; 19: 20 µm; 20a: 100 µm; 20b: 10 µm.

und bildet die Fortsetzung eines sich über die gesamte Länge des sklerotisierten Praementum erstreckenden Sulcus (Abb. 3). Die Leiste ragt sogar über die vordere, mediane Spitze hinaus, in den membranösen Abschnitt des Praementum hinein (Abb. 3).

Die Ventralseite und die seitlichen, sklerotisierten Wände des Praementum bilden eine Wanne, die 2/3 der Gesamthöhe des Praementum ausmacht. Ventrolateral sind jeweils die großen Palpengruben ausgespart (Abb. 3). Vor den Palpengruben und über der stark sklerotisierten Wanne ist das Praementum membranös oder nur mäßig sklerotisiert. Seine Seiten sind mit zahlreichen, nach vorne-oben gerichteten, glatten Trichomen besetzt, die mit abnehmender Zahl bis an das rostrad vorgezogene Ende reichen (Abb. 5, 16). Am Dach des Praementum, das den vorderen Boden der Praeoralhöhle bildet, ist ein dichter Filz nach vorne gerichteter, kürzerer Trichome ausgebildet (Abb. 7). Bei vorgeschobenem Praementum überragt der dorsale, stark behaarte Abschnitt den Vorderrand des „Nasale".

Der dorsale Vorderrand des Praementum zeigt 3 leichte Vorwölbungen. Die mediane ist am größten (Abb. 7). Diese Vorwölbungen werden allgemein als Ligula (Lig) bezeichet. An ihrer Unterseite trägt die Ligula 2 kleinere, laterale und 2 größere, mediale Setae, die alle nach vorne zeigen (Abb. 3–5, 7, 21).

Unter der Ligula ist eine weichhäutige Sollknickstelle ausgebildet (Abb. 5, 21). Sie ermöglicht unabhängige Bewegungen des dorsalen Abschnittes des Praementum (5.4.4.). Ist dieser vorgeschoben, ist die Knickstelle nur leicht gebuchtet (Abb. 4).

Hinter dieser Sollknickstelle stößt der membranöse Teil des Praementum auf den sklerotisierten, palpentragenden Abschnitt. Zwischen Membranfläche und den Palpengruben verlaufen vor den Palpenbasalrändern querliegende Gelenkfurchen. Sie erlauben den Palpen unabhängige Bewegungen, die vom übrigen, membranösen Praementum nicht beeinflußt werden können (Abb. 5).

Am oberen Seitenrand der Palpengrube verbindet eine Skleritspange (Sks-Lpl) die sklerotisierte Seitenwand des Praementum mit der dorsolateralen Basis des Tastergrundgliedes (Abb. 4). Diese Skleritspange ist Antagonist des Palpendepressormuskels. Wird der Palpus gesenkt, ist sie nach unten gebogen und steht unter Spannung (Abb. 5). Medial verläuft eine feine Chitinspange vom inneren Basalrand des Tastergrundgliedes zur anteromedialen Spitze des ventralen Praementum (Abb. 3). Ob sie die antagnonistische Wirkung der dorsolateralen Skleritspange unterstützt, konnte nicht ausgemacht werden.

Ventrobasal des 2gliederigen Palpus liegen 2 kleine Sklerite (bDs, Abb. 3–4). Das proximale Skleritchen ist doppelt so lang wie das distale. Medioapikal am proximalen Skleritchen zeigt ein äußerlich sichtbarer Punkt die Insertion des Palpensenkers an (Abb. 3). Die beiden Skleritchen sind gegeneinander abknickbar: Während das proximale Skleritchen – beim Senken des Palpus – nach innen gekippt wird, klappt das vordere Skleritchen mit dem restlichen Palpus nach unten und etwas zur Seite. Das Doppelsklerit erstreckt sich über die gesamte, ventrale Palpengrubenlänge und ist membranös mit dem sklerotisierten Praementum verbunden (Abb. 3–4).

Der ventrale Basalrand des 1. Palpengliedes weist eine passende Aussparung für das basale Doppelskleritchen auf (Abb. 3–4). Das 1. Glied ist apikal breiter als basal. Der ventrale Distalrand ist in 3 spitze „Dornen" (Emden 1935) ausgezogen. Der mittlere ist ziemlich klein. Am Innen- und am Außenrand sind jeweils 2 kräftige Setae ausgebildet (Abb. 3, 20a). Das 2. Glied steht auf einer großflächigen Membran und ist um ein 1/4 kürzer als das 1. Glied und nur halb so dick. Apikal ist ein deutlicher Sinneshügel ausgebildet. Etwas oberhalb der Mitte liegt ventrolateral eine Seta. Subapikal sind, wie beim Endglied des Maxillarpalpus, digitiforme Sensillen zu erkennen (Abb. 20b).

5.4.3. Muskulatur

Da das Labium das einzige, bisher untersuchte Mundwerkzeug der *Cicindela*-Larven ist, werden den Labialmuskeln die von Anderson (1936) verwendeten Namen angefügt.

M 13: M. tentoriopraementalis inferior (Abb. 12, 15, 21–22) (Anderson 1936: adductor of labium; Kéler: 29.; Matsuda: m. 34):
Der Ursprung des breit gefächerten Muskels erstreckt sich von der proximalen Hälfte des vorderen Tentorialarmes – dorsal von M 9 – bis zum apikalen, hinteren Tentorialarm, medial des dorsalen Anteiles von M 8, pars 3 (Abb. 15). Er inseriert am lateralen Hinterende des ventralen, praementalen Apodem (Abb. 21).

M 14: M. tentoriopraementalis superior (Abb. 12, 15–16, 21) (ANDERSON 1936: retractor of hypopharynx; KÉLER: 30.; MATSUDA: m. 35):
Der dorsale Retraktor ist zweiteilig. Sein ventraler Teil (pars 1) entspringt dem mittleren Drittel des basalen, hinteren Tentorialarmes unterhalb dessen Dorsalknickes, medial von M 8, partes 1–2 (Abb. 21). Der dorsale, relativ gebündelte Anteil (pars 2) verläuft horizontal und hat seinen Ursprung am medioapikalen, hinteren Tentorialarm, an dessen breitester Stelle (Abb. 15). Die beiden Muskelzüge inserieren gemeinsam über eine Sehne am lateralen Hinterrand des dorsalen Praementum (Abb. 21).

M 15: M. praementopalpalis internus (Abb. 21) (ANDERSON 1936: levator of the palpus; KÉLER: 33.; MATSUDA: m. 44):
Der Depressor des Palpus labialis entspringt seitlich am caudalen Drittel der vertikalen, praementalen Versteifungsleiste (APrmt). Er zieht in flachem Winkel an den medioapikalen Rand des proximalen Skleritchens des basalen Doppelsklerites (bDs).

5.4.4. Funktion

Neben ihrer Reusenfunktion (vergleiche 6.3.) tragen die seitlichen, langen Haare des Praementum wahrscheinlich auch zur Oberflächenvergrößerung bei, die einerseits eine bessere Verteilung des Verdauungssekretes ermöglicht und andererseits die Reichweite und Sogwirkung des dorsalen Praementum erhöht (Kapillarwirkung).

Bei einer Kontraktion von M 13 sind die ventralen Anteile von Mentum und Praementum vollständig in den Kopf gezogen (Abb. 4, 21). Dabei liegt die Wanne des Praementum über der vorderen Submentalregion, die durch ihre Schalenform die Aufnahme ermöglicht. Die Kontraktion von M 13 könnte eine Anhebung des proximalen Praementum und ein festes Schließen des vorderen Abschnittes der Praeoralhöhle bewirken. Gleichzeitig könnte das vordere Dach des Praementum nach unten gezogen werden. So könnte zwischen vorderem Epipharynxabschnitt und dem Praementum ein caudal verschlossener Raum in der vorderen Praeoralhöhle geschaffen werden. Hierbei kann nun, durch Kontraktion von M 14, das schwach sklerotisierte, dorsale Praementum unabhängig bewegt werden und sich an der Bearbeitung der Nahrung beteiligen (vergleiche 6.3.).

Werden die dorsalen, praementalen Retraktoren kontrahiert, faltet sich das Praementum an seiner Sollknickstelle, unter der Ligula, taschenartig nach innen, wobei gleichzeitig das weichhäutige Mentum unter die Platte des Hypopharynx (PHphy) gezogen wird (Abb. 21). Sowohl die nach vorne gerichteten, filzartigen Trichome, als auch die langen, seitlichen Haare des Praementum haben sicherlich Reusenfunktion. Mit Hilfe dieser Trichome könnten in die vordere Praeoralhöhle gelangte, feste Nahrungsteile durch Vorschieben des dorsalen Praementum wieder entfernt werden. So erklären sich die beobachteten, rhythmischen Bewegungen des Praementum während des Freßaktes.

SCHREMMER (1979) vermutet in den Lapialpalpen auch taktile Mechanorezeptoren zur Randeinstellung des Kopfes. Sehr wahrscheinlich dienen sie auch der Erschütterungswahrnehmung. Während der Lauerstellung sind die Palpen gesenkt, dabei berühren die nach vorne gerichteten, apikalen Sinneshügel des zweiten Gliedes die vertikale Wand der Wohnröhre. Die Palpen könnten auch Bedeutung beim Freßakt haben, indem sie die Nahrung von unten festhalten, vielleicht auch durch Bewegungen in der Wohnröhre nach oben schieben.

6. Nahrungskanal

6.1. Aufbau (Abb. 5, 7, 12, 16–17, 21–22)

Der Nahrungskanal im Bereich des Kopfes gliedert sich in äußeren Nahrungskanal (PrC, Praeoralhöhle), Pharynx und Oesophagus. Der Pharynx ist aufgrund von Muskelinsertionen in Buccalhöhle (Bucca = Vorderpharynx, Kéler 1963) und Hinterpharynx unterteilbar (vergleiche 6.2.). Bei der Larve von *C. campestris* ist der hintere Abschnitt der Praeoralhöhle, das Cibarium, und die Buccalhöhle gemeinsam zu einer funktionellen Saug- und Druckpumpe verschmolzen. Diese Pumpe reicht bei *C. campestris* weit hinter das Frontalganglion (Abb. 22) bis an den Übergang von Buccalhöhle und Hinterpharynx. Hier ist ein Verschluß- und Öffnungsmechanismus ausgebildet (anatomische Mundöffnung?). Der an den Hinterpharynx ohne sichtbare Grenze angeschmolzene Oesophagus (Oe) wird im Prothorax, am Übergang in den Mesothorax, von einem Sphinkter begrenzt.

Der Eingang zur Praeoralhöhle erstreckt sich spaltförmig zwischen den dorsalen Oralbalken (Abb. 5, 7). Sein Boden wird vom Dach des Praementum gebildet, dahinter vom Mentum, jedoch ist bei retrahiertem, dorsalen Praementum das Mentum unter die Platte des Hypopharynx gezogen (Abb. 21). Ventrolateral des Praementum liegt der basale Abschnitt des Stipes, der ebenfalls vom Epipharynx überdacht wird (Abb. 3, 5, 17).

Das Dach der Praeoralhöhle bildet der Epipharynx (Ephy), der mit der sklerotisierten Unterseite des „Nasale" beginnt. Er ist ebenso mit nach vorne zeigenden, bürstenartigen Trichomen besetzt, wie sein caudal anschließender, membranöser Abschnitt (Abb. 5, 16–17, 21). Der kurze, membranöse Teil des Epipharynx ist zwischen dem bogenförmigen Hinterrand des hufeisenförmigen, ventralen „Nasale" und einer dahinterliegenden, stärker sklerotiserten Chitinplatte (PEphy), ausgespannt (Abb. 16–17, 22). Auf dem membranösen Abschnitt befindet sich eine Querreihe von Sinneshaaren (Abb. 17). Die nach vorne gebogene, ankerförmige Chitinspange (PEphy, Abb. 16, 22) ist heb- und senkbar. Ihr „Stiel" zieht mediocaudad und empfängt mediane Längsmuskeln, die dem dorsalen Pharynx entspringen. Der übrige Epipharynx, caudal der Chitinspange und lateral ihres caudomedianen Ausläufers, ist nur schwach sklerotisiert. Der Epipharynx geht unter dem Frontalganglion (frGng) in das Dach des Vorderpharynx über (Snodgrass 1935). Bei der Larve von *C. campestris* ist diese Grenze nicht feststellbar. Das gemeinsame Dach der Saug- und Druckpumpe reicht bis an das Ende des sklerotisierten, wannenförmigen Cibarialsklerites (Cbsk).

Der sklerotisierte Boden der Praeoralhöhle wird am mittleren Abschnitt der „barre transverse" ausgebildet, welche die weit in das Kopflumen ragenden, leistenartigen Oralbalken verbindet. Der Boden beginnt mit der Platte des Hypopharynx. Er geht in das Cibarialsklerit, das von dem median verschmolzenen Suspensorialarmen gebildet wird, über. In Höhe der „barre transverse" verengt sich der Boden der Praeoralhöhle auf die halbe Breite. Caudad erstreckt er sich bis kurz hinter das Tentorium und bildet dort auch den Boden der Buccalhöhle.

6.2. Muskulatur (Abb. 12, 15–16, 21–22)

Abweichend vom bisherigen Vorgehen, die Muskeln nach steigender Numerierung von Kéler zu beschreiben, werden die Muskeln des Nahrungskanales von vorne nach hinten dargestellt.

M 16: M. clypeopalatalis[1]) (Abb. 16, 21–22) [KÉLER: 43.; MATSUDA: m. 81–m. 82 (?)]:
Die getrennt inserierenden Dilatatoren besitzen eine gemeinsame, längsovale Ursprungsfläche an der vertieften, medialen Region des Frontoclypeolabral-Apotom, die den Bereich des Clypeus andeuten. Die Ursprungsfläche erstreckt sich medial der auslaufenden, dorsalen Längsfurchen bis zu einer gedachten Verbindungslinie zwischen den Vorderenden der Paraclypei (Abb. 2), in der EMDEN (1935), allerdings ohne Begründung, die hintere Begrenzung des Clypeus sieht.

M 16a: M. clypeopalatalis, pars 1:
Entspringt medial der auslaufenden, dorsalen Längsfurche, anterolateral von den Ursprungsflächen von M 16b–f. Er zieht seitlich nach vorne-unten und inseriert in dem lateralen Zwickel der bogenförmigen Membran, die hinter dem sklerotisierten Epipharynx und vor der ankerförmigen Chitinplatte (PEphy) ausgespannt ist (Abb. 22).

M 16b: M. clypeopalatalis, pars 2:
Sein Ursprung liegt breit gestreckt vor den folgenden Muskelzügen. Er verläuft anteroventrad und inseriert am medialen Vorderrand der ankerförmigen Chitinplatte (Abb. 22).

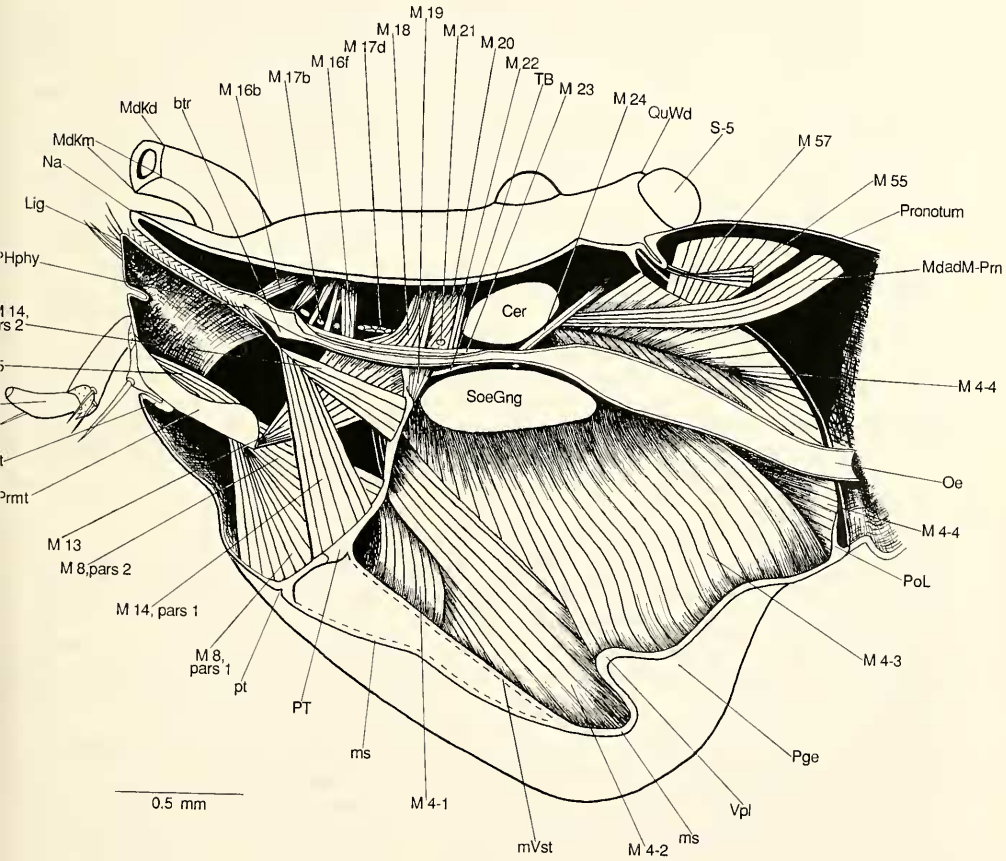


Abb. 21. Kopfkapsel-Innenansicht, Medianschnitt; Membranen nicht berücksichtigt, Frontalganglion (Lage siehe Abb. 22) entfernt (Muskeln M. 55: M. praephragmapostoccipitalis medialis und M. 57: M. pronotopostoccipitalis medialis nach KÉLER 1963).

[1]) Der Begriff „palatum" wurde von COOK (1944) in die Entomologie eingeführt, um Mißverständnissen, die das Wort Epipharynx in sich birgt, entgegen zu wirken. Er bezeichnet damit die Oberseite der Praeoralhöhle bis zur anatomischen Mundöffnung.

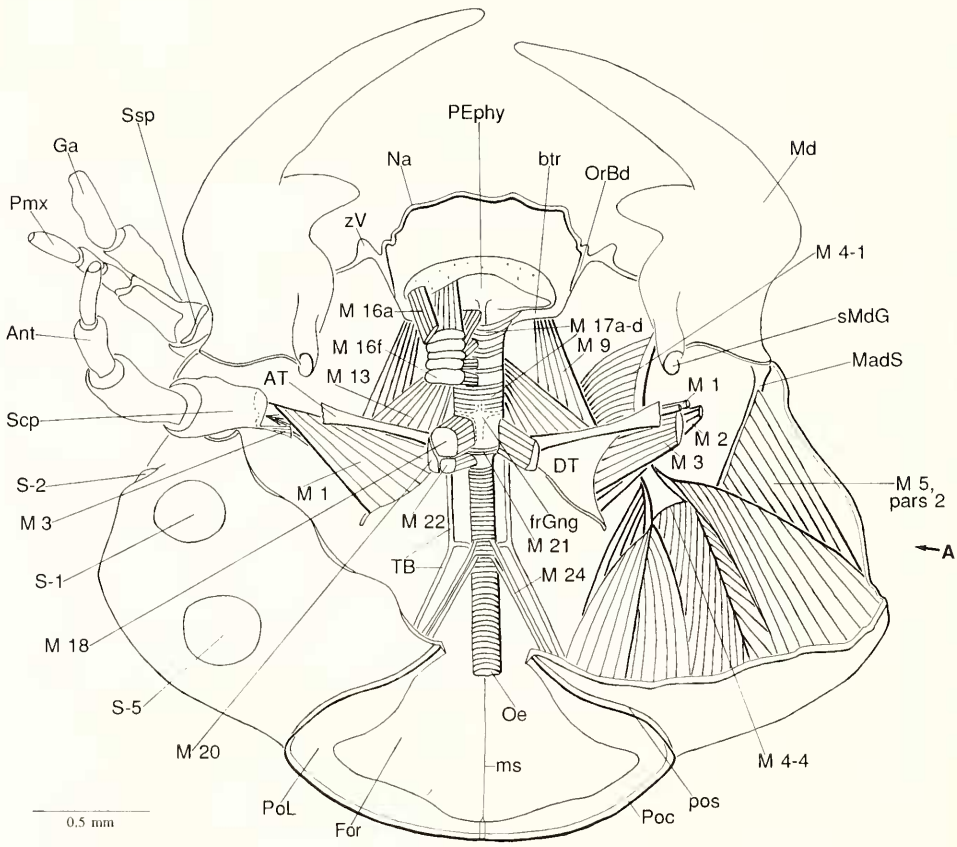


Abb. 22. Kopfkapsel, dorsal eröffnet; Muskulatur. Nahrungskanal am Oesophagus abgeschnitten, nur von dorsal sichtbare Mandibelmuskeln abgebildet. Der Pfeil markiert die Querschnittebene (A) in Abb. 12 (vergleiche auch Abb. 2).

Die folgenden 4 Dilatatoren beanspruchen den größten Teil der Ursprungsfläche von M 16, wobei ihre Insertionen jeweils durch Cibarialkompressoren (M 17a–c) getrennt werden.

M 16c: M. clypeopalatalis, pars 3:
Die 3. Portion des Dilatators inseriert paramedian, unmittelbar hinter der ankerförmigen Chitinspange, am Beginn des hinteren, schwach sklerotisierten Epipharynx-Abschnittes (Abb. 22).

M 16d–f: Mm. clypeopalatales, partes 4–6:
Die Dilatatoren M 16d bis M 16f ziehen nahezu medioventrad und inserieren paramedian am Epipharynx. Zwischen ihnen verlaufen die Kompressoren M 17b–c.

Bei Präparationen fällt manchmal eine Asymmetrie der praepharyngealen Dilatatoren auf. Oft ist der rechte 2. Dilatator am Vorderrand der Chitinspange kräftiger ausgebildet als der linke. Die rechten, vorderen Portionen der Dilatatoren M 16d–c können durch diagonal verlaufende Kompressoren nochmals unterteilt sein, so daß rechts häufig ein zusätzlicher Dilatator gezählt wird.

M 17a: Kompressor der Praeoralhöhle, pars 1:
Der kräftige und breiteste Kompressor erstreckt sich hinter M 16c, über der „barre transverse", zwischen den oberen Seitenrändern des Cibarialsklerites (Abb. 22).

M 17b–c: Kompressoren der Praeoralhöhle, partes 2–3:
Verlaufen zwischen M 16d–f und sind an den Dorsalrändern des Cibaralsklerites angeheftet.

M 17d: Kompressor der Praeoralhöhle, pars 4:
Dem Dilatator M 16f folgt der kräftigste Kompressor M 17d, der bis zu den Fronatlkonnektiven reicht. Er verbindet die Ränder des wannenförmigen Bodens der Saug- und Druckpumpe (Abb. 22).

Durch eine Kontraktion von M 17a–d werden die Ränder des sklerotisierten, konkaven Bodens der Saug- und Druckpumpe (Cbsk, Abb. 12) zusammengezogen und sein Dach nach unten gedrückt. Durch eine wahlweise Änderung der peristalischen Kontraktionen der Muskeln M 17a–d kann Flüssigkeit in beide Richtungen des Nahrungskanales gepreßt werden. Erschlaffen diese Muskeln nimmt der sklerotisierte Boden des Nahrungskanales, durch seine Eigenelastizität wieder seine ursprüngliche Form an.

Hinter den Frontalkonnektiven gehen Praeoralhöhle und Buccalhöhle ineinander über (Snodgrass 1935). Ihr gemeinsamer Boden wird von den verschmolzenen Suspensorialskleriten gebildet.

M 18: M. frontobuccalis anterior (Abb. 12, 16, 21–22) (Kéler: 45.; Matsuda: m. 83):
Der Ursprung des 7. kräftigsten Dilatators liegt langgezogen am frontalen Anteil des dorsalen Apotom. Er entspringt paramedian, in Höhe einer gedachten Linie zwischen den Hinterenden der Paraclypei. Er zieht leicht anteroventrad neben dem Frontalganglion an das Dach des Vorderpharynx, wobei seine vordersten Partien unter dem Kompressor M 17d inserieren (Abb. 21).

M 19: M. tentoriohypopharyngalis (Abb. 12, 15, 21) (Kéler: 42.; Matsuda: m. 78):
Der einzige ventrale Dilatator der Saug- und Druckpumpe entspringt dem medioapikalen Rand des hinteren Tentorialarmes (Abb. 15). Er inseriert am seitlichen Boden des hinteren Ciberialsklerites, unmittelbar bevor es sich stark verjüngt und caudad ausläuft (Abb. 21). M 19 liegt hinter dem Frontalganglion und besteht aus sehr feinen, parallelen Fasern.
An Dünnschnitten frisch gehäuteter Larven erscheinen sowohl die Zellen des caudalen Cibarialsklerites, als auch die des darunterliegenden Tentorium langgestreckt (Stelzenzellen?). Sie werden jeweils von kräftigen Basallaminae unterlagert, die auf den ihnen zugewandten Seiten verschmelzen. Es bestand zunächst der Verdacht, daß es sich bei diesem Muskel um eine hypodermale Sehne handelt. Sicherheit, daß es sich um einen Muskel handelt, verschaffte ein mikroskopiertes Zupfpräpaerat und Dünnschnitte ausgehärteter Larven.
Um eine Verwechslung mit dem M. tentoriobuccalis anterior (Kéler: M 48) zu vermeiden, wurden die Angaben von Kéler zu M 48 überprüft: „Dieses Muskelpaar zieht zwischen der tritocerebralen Kommissur und dem Unterschlundganglion hindurch.“ M 19 verläuft nicht so.

M 20: M. frontohypopharyngalis (Abb. 12, 16, 21–22) (Snodgrass 1935: M. retractor anguli oris; Kéler: 41.; Matsuda: m. 74):
Der Heber des Suspensorialsklerites entspringt lateral von M 18 im frontalen Bereich des dorsalen Apotom. Seine Insertionsfläche beginnt lateral von M 18 am Seitenrand des Cibarialsklerites, reicht aber weiter caudad, bis an das randliche Hinterende des sklerotisierten Bodens des Vorderpharynx (Abb. 22).

M 21: M. transversalis buccae (Abb. 12, 21–22) (Kéler: 67.; Matsuda: m. 93 partim):
M 21 inseriert als dünner, letzter Kompressor an den dorsalen Kanten des Cibarialsklerites. Er beginnt zwischen den hinteren Ansätzen der beiden Musculi 20 und geht hinter ihnen (Abb. 12, 22) in die Ringmuskulatur des Pharynx über.

M 22: M. frontobuccalis posterior (Abb. 21–22) (Kéler: 46.; Matsuda: m. 84):
Der 2. praecerebrale Dilatator des Vorderpharynx hat seinen Ursprung medial von M 20 und hinter M 18 an der Frons. Er inseriert dorsolateral am Pharynx.

Dahinter folgt die kräftige Ringmuskulatur des Pharynx (Kéler: 68., M. anularis stomodaei; Matsuda: m. 93 partim), die von einer schwächeren Längsmuskulatur (Kéler: 69., M. longitudinalis stomodaei) unterlagert ist. Dorsomedian entspringt ein kräftiger Längsmuskel:

M 23: Dorsaler Längsmuskel zwischen Pharynx und der Praeoralhöhle (Abb. 12, 21) [Bei der Larve von *Dytiscus marginalis* L.: M. longitudinalis pharyngis anterior, Runguis 1911 (aus Korschelt 1924); tunica muscolare dello stomodeo, De Marzo 1979].
Der Muskel entspringt unter dem Oberschlundganglion zwischen den Schlundkonnektiven am Pharynx. Er inseriert am Epipharynx an einer schwachen, medianen Erhöhung. Dort

beginnt seine Anheftung ventromedian des Cibarialkompressors 17d und reicht bis unter den 1. Kompressor (M 17a) an die mediane Leiste des ankerförmigen Sklerites.

Seine Kontraktion bewirkt sicherlich ein Senken des Daches des Cibarium und somit, in Koordination mit den Kompressoren M 17a–d, eine Entleerung des Cibarium.

M 24: M. verticopharyngalis (Abb. 21–22) (Kéler: 51.; Matsuda: m. 86):
Der sehr dünne, postcerebrale Dilatator entspringt an der hinteren Kopfwand und inseriert dorsal am Pharynx unter dem Cerebrum (Cer). Es konnten maximal 3 Fasern dieses Muskels ausgemacht werden. Vermutlich stabilisiert er lediglich den Pharynx.

6.3. Funktion

Über die erbeutete Nahrung wird Mitteldarmsekret verteilt. Beobachtungen nach wird das Sekret wiederholt und ruckartig ausgepreßt. Gelöste Nahrung dagegen wird langsam und schubweise aufgenommen. Demnach muß im Nahrungskanal Flüssigkeit in beiden Richtungen transportiert werden können. Der nötige Sog oder Druck wird durch die Muskeln des Nahrungskanales und seine Eigenelastizität erzeugt.

Vorstellbar ist, daß das Mitteldarmsekret zuerst im Hinterpharynx-Oesophagus gespeichert wird. Dieses Kompartiment wird im Prothorax am Sphinkter, vorne am Verschluß- und Öffnungsmechanismus zur peristalisch arbeitenden Saug- und Druckpumpe durch die Kontraktion von M 20 und M 21 verschlossen. Bei gleichzeitiger Erschlaffung dieser beiden Muskeln und einer Kontraktion von M 22 und M 19 wird dieser Verschluß geöffnet und das Sekret kann in die Saug- und Druckpumpe übertreten. Dazu muß das Cibarium vorne durch Kompressor M 17a und die Anhebung des proximalen, dorsalen Praementum verschlossen werden. Nun heben die Dilatatoren M 18 und M 16f–d nacheinander das Dach der Pumpe. Anschließend wird die Öffnung am proximalen Ende des Cibarialsklerites wieder verschlossen. Geöffnet wird das Cibarium durch Erschlaffung von M 17a und M 13 (ventraler Praementum-Retraktor). Durch Kontraktionen der Kompressoren M 17d–a (in Reihenfolge) und des Längsmuskels M 23 wird – bei erschlafften Dilatatoren M 18 und M 16f–d – die Flüssigkeit nach außen gepreßt. Dabei wird sicherlich auch die Epipharynxplatte mittels M 16b angehoben. Danach wird der Eingang zum Cibarium wieder verschlossen (Kap. 6.2.: M 13 und M 17a).

Jetzt bearbeiten die wechselseitig bewegten Maxillen, seltener die Mandibeln, die Nahrung. An der Verflüssigung der Nahrung ist der über dem dorsalen Teil des Praementum gelegene Abschnitt der Praeoralhöhle beteiligt. In ihn gelangt Nahrungsbrei durch Anhebung der Epipharynxplatte mittels Kontraktion von M 16d und durch das Senken des vorderen Daches des Praementum (Kontraktion von M 13). Nun erfolgen die rhythmischen Bewegungen des dorsalen Abschnittes des Praementum (5.4.4.), wobei die kurzen Trichome des vorderen Epipharynx-Abschnittes die Reusen- und Schiebefunktion des dorsalen Praementum unterstützen.

Denkbar wäre ein Wechselspiel des anterolateralen Dilatators M 16a mit der aktiv beweglichen Membran auf der dorsalen Stipesseite. Bei einer Kontraktion von M 9 zeigt die dorsale Stipesseite nach dorsal, Richtung Praeoralhöhle. Da der adduzierte, basale Anteil des Stipes die Praeoralhöhle ventrolateral abdichtet, könnte durch alternierende Kontraktionen von M 16a und M 12 Nahrungsbrei zwischen Basalabschnitt des Stipes und Praeoralhöhle hin und her gepumpt werden. Dabei könnten die langen Haare des Praementum die Flüssigkeit filtern.

Die Mandibeln könnten durch Adduktionsbewegungen die Zufuhr von Nahrung oder Flüssigkeit zwischen Praementum und basalem Stipesabschnitt sichern (5.2.3.).

Besitzt die verflüssigte Nahrung die richtige „Konsistenz" (Sinneshaare auf der Epipharynxmembran?), erfolgt das sukzessive Aufsaugen der Flüssigkeit. Es wird wahrscheinlich nur die Menge in die Saug- und Druckpumpe eingesogen, die das Lumen über dem Dach des Praementum füllt. Dabei sind die praementalen Retraktoren M 13 und M 14 relaxiert, die Epipharynxplatte angehoben.

Durch eine Umkehrung des Ausdrückmechanismus wird die Strömungsrichtung geändert.

7. Diskussion

7.1. Äußere Kopfkapsel

7.1.1. „Hyperprognathie"

Die halbsessile Lebensweise aller Cicindelidae-Larven ist unter den Larven der Adephaga zweifellos abgeleitet. Die extreme Prognathie („Hyperprognathie") ist als Anpassung an diese Lebensweise zu erklären (cf. Emden 1935). So zeigen die Larven der Vertreter der „Platysternaliae"[2]) (nach Zikan 1929) ebenso wie die der holzbewohnenden, tropischen „Phyle" der Cicindelidae, die „Alocosternaliae"[2]) (Zikan 1929, Emden 1935) einen recht einheitlichen Habitus (Schiödte 1867, Shelford 1908, Hamilton 1925, Zikan 1929, Böving & Craighead 1931, Emden 1935, Peterson 1960, Thompson 1979).

7.1.2. Stemmata

Die Larven verbringen den größten Teil ihres Lebens in der Lauerstellung; dabei verschließen sie ihre Wohnröhre durch Kopfoberseite und Pronotum (Abb. 1). Daraus erklärt sich auch die verstärkte Ausrichtung ihrer Sinnesorgane nach oben (Antennen, Maxillenanhänge, Setae des dorsalen Cranium). Diese Adaptation äußert sich vor allem in der Ausbildung und Blickrichtung der verschiedenen Stemmata der Cicindelidae-Larven. Im Grundplan der Adephaga-Larven sind 6 Stemmata pro Seite ausgebildet (Emden 1935, 1942). Sie treten dort üblicherweise – von Reduktionen bei Larven gewisser Paussinae und Harpalini (Emden 1935) sowie der Nomiini, von *Gehringia* und mancher Lebiini (Thompson 1979) abgesehen – in regelmäßigen, vertikalen Zweier-Reihen auf (Bengtsson 1927, Böving & Craighead 1931, Emden 1935, 1942, 1943, Peterson 1960, Thompson & Allen 1974, Thompson 1979). So muß die Dominanz der Hauptaugen S-1 und S-5 (Abb. 2) sowie die Reduktion der Stemmata S-4 und S-6 (Abb. 2, 4), wie sie bei allen Cicindelidae-Larven auftritt (Zikan 1929, beschreibt aber nicht S-4 und S-6; Hamilton 1925, Friedrichs 1931, Emden 1935, 1943, Faasch 1966, Schremmer 1979) ebenfalls im Zusammenhang mit der Lebensweise erklärt werden. Die Lage oder Reduktion der einzelnen Stemmata werte ich als Autapomorphie der Cicindelidae-Larven.

---

[2]) Die „Alocosternaliae" umfassen die Gattungen *Collyris*, *Tricondyla* und *Ctenostoma* (Zikan 1929); diese werden von Emden (1935) als Collyrini zusammengefaßt. Die „Platysternaliae" umfassen die übrigen Cicindelidae-Gattungen.

7.1.3. Frontoclypeolabral-Apotom

Das dorsale Häutungsapotom (SNODGRASS 1947, EVANS 1961) nimmt bei Adephaga-Larven einen mehr oder weniger großen Anteil der Kopfoberseite in Anspruch. Bei der Larve von *Cicindela campestris* umfaßt das annähernd rechteckige Frontoclypeolabral-Apotom (HINTON 1963, RUHNAU 1986) den überwiegenden Teil der dorsalen Kopfseite (Abb. 2). Seine Ausdehnung muß in direktem Zusammenhang mit Kopfform (halbsessile Lebensweise), Häutungsmodus und Anordnung der praecerebralen Dilatatoren gesehen werden.

Die sehr kurze Coronalnaht und die Frontalnähte werden zusammen auch als Y-Naht oder Epicranialsutur bezeichnet (CRAMPTON 1921); dabei wird das Frontoclypeolabral-Apotom durch die beiden Frontalnähte begrenzt (Abb. 2). Funktionell entspricht die Epicranialsutur den dorsalen Häutungsnähten (SNODGRASS 1935, 1947).

Auf Grund fehlender Nähte und Muskeln lassen sich am vorderen Abschnitt des Frontoclypeolabral-Apotom („Nasale") nicht die angeschmolzenen, labralen Anteile ermitteln. Ein nahtlos an den Clypeus angeschmolzenes Labrum ist aber kennzeichnend für Adephaga-Larven (BÖVING & CRAIGHEAD 1931, EMDEN 1935, 1942, PETERSON 1960, THOMPSON 1979).

Ebenso lassen sich Clypeus und Frons auf Grund einer fehlenden Clypeofrontalnaht (Epistomalnaht, Kap. 7.1.5.) äußerlich nicht gegeneinander abgrenzen. Eine angedeutete, kurze Epistomalnaht (?) findet sich an den Larven der Pterostichini und Harpalini (BÖVING & CRAIGHEAD 1931, THOMPSON & ALLEN 1974, TRÖSTER 1986). Mit Hilfe der inneren Anatomie lassen sich aber Frons und Clypeus gegeneinander abgrenzen.

So kann dieses Häutungsapotom bei Cicindelidae-Larven treffend als „frontoclypeo-labral area" (HAMILTON 1925) oder „région fronto-clypeo-labral" (BITSCH 1966) bezeichnet werden.

Inwieweit die an der fast vertikalen Stirnseite (Abb. 5) des „Nasale" eingelassenen zwei Paar Sinnesstifte zur Identifizierung des Labrum herangezogen werden können, ist unklar. In anderen Arbeiten an adephagen Käferlarven (BOUSQUET & GOULET 1984) und an den Carabidae-Larven *Nebria* spec. (SPENCE & SUTCLIFFE 1982) und *Notiophilus biguttatus* (ALTNER & BAUER 1982) erhalten diese, meist in Vierer-Zahl auftretenden Sinnesstifte neutrale Namen: (In Reihenfolge) „frontal setae", „nasalar spines", und „rostral-horn mechanoreceptors". Auch bei der Larve von *Pterostichus nigrita* sind an dieser Stelle 2 Paar Sinnesstifte vorhanden (TRÖSTER 1986), bei Haliplidae- und Noteridae-Larven dagegen nur 1 Paar (RUHNAU 1986).

Der Clypeus wird nach SNODGRASS (1935, 1947) durch die praepharyngealen Muskeln, genauer durch die Origines der Cibarialdilatatoren, die von Clypealkompressoren abzuleiten sind, bestimmt. Die Frons stellt den postoralen Teil des Frontoclypeolabral-Apotom dar. An ihr nehmen Hypopharynxmuskeln sowie Pharynxdilatatoren ihren Ursprung.

Dieser Befund wird von EVANS (1961) angezweifelt, der die „fronto-clypeal region" und eine eventuell vorhandene Epistomalnaht bei Käferlarven als rein funktionelle Bildungen ansieht (cf. STRENGER 1952). Er zeigt an einigen Beispielen (so bei *Atomaria ruficornis* Marsh., Cryptophagidae), daß Cibarialdilatatoren auch hinter der Epistomalnaht entspringen können.

Bei der vorliegenden Larve wird der vordere Teil der Frons durch den Ursprung von M 20 (= rao, SNODGRASS 1935) angezeigt. Medial von M 20 entspringt ein Dilatator an der Frons, der hinter den Frontalkonnektiven am Dach der funktionellen Saug- und Druckpumpe des Nahrungskanales inseriert (Abb. 22). Er gehört damit

nach SNODGRASS (1935) nicht mehr der Praeoralhöhle sondern dem Vorderpharynx an.

Die starke Längenausdehnung des dorsalen Apotom bei *Cicindela campestris* steht im Einklang mit den zahlreichen, in Reihe stehenden, praecerebralen Dilatatoren, die sowohl dem Clypeus als auch der Frons entspringen (Tabelle 1).

Eine Längenausdehnung der Clypealregion ist kennzeichnend für die Larven der Haliplidae (BEUTEL 1986), Gyrinidae (NOARS 1956) und Noteridae (RUHNAU 1986). Dies äußert sich auch in der sekundären Vermehrung der Cibarialkompressoren bei Haliplidae- und Noteridae-Larven (RUHNAU 1986). *Orectochilus* (Gyrinidae, NOARS 1956) besitzt, trotz verlängertem Praepharynx, die gleiche Anzahl von Kompressoren (4) wie *Cicindela campestris.* Von den untersuchten Carabidae-Larven weist *Nebria* spec. die meisten Cibarialdilatatoren auf (SPENCE & SUTCLIFFE 1982), nämlich die gleiche Zahl wie *C. campestris* (Tabelle 1).

Nebria spec. (SPENCER & SUTCLIFFE 1982) sowie *Carabus* spec. (TRÖSTER 1986) haben dorsale, praecerebrale Pharynxdilatatoren. Diese sind bei den Carabidae-Larven *Galerita* und *Amara* (DORSEY 1943) reduziert, wie auch bei der Larve von *Pterostichus nigrita* (TRÖSTER 1986). Dagegen sind diese bei der Larve von *C. campestris,* ebenso wie bei Haliplidae-, Gyrinidae- und Dytiscidae-Larven (BEUTEL 1986, NOARS 1956, SPEYER aus KORSCHELT 1923, DE MARZO 1979) deutlich ausgeprägt.

7.1.4. Paraclypeus

C. campestris besitzt einen auffallenden Paraclypeus. Ein Paraclypeus-ähnliches Sklerit wurde bei Adephaga-Larven bisher lediglich für die Dytiscidae (COOK 1943) beschrieben. FERRIS (1943) und COOK (1943) bezeichnen es als „paraclypeal lobe" (von CRAMPTON 1921 übernommen). Sie sehen darin einen Teil des Antennalsegmentes, welcher primär das vordere Mandibelgelenk ausbildet.

Eine Paraclypeus-artige Struktur kommt auch bei Neuropteroidea-Larven vor, weshalb die Ausbildung dieses Sklerites als plesiomorphes Merkmal gewertet werden kann. FERRIS (1943) und COOK (1943) beschreiben einen „paraclypeal-lobe" bei der Larve von *Neohermes* spec. (Corydalidae). ROUSSET (1966), der larvale Planipennia (Coniopterygidae und Chrysopidae) untersuchte, sieht im Paraclypeus eine verlängerte Subgenalregion und bezeichnet die Naht, die den Paraclypeus zum Clypeus abgrenzt, als „clypeo-genal suture". Auch in den von ihm untersuchten Fällen liegt hier das sekundäre Mandibelgelenk. Bei der vorliegenden Cicindelidae-Larve ist die vordere, den Paraclypeus medioanterior begrenzende Naht, mit der vorderen Tentorialgrube und der Subgenalleiste verknüpft.

7.1.5. Subgena

Die Peristomalnaht, oder in Fortsetzung die Subgenalnaht, ist eng mit den sekundären Mandibelgelenken und den vorderen Tentorialgruben verbunden (MATSUDA 1965). Die Peristomalleiste gliedert sich in Epistomal- und Subgenalleiste. Der Larve von *Cicindela campestris* fehlt eine Epistomalleiste. Sie tritt bei Insekten typischerweise nur dann auf, wenn die Mandibel eine Mola besitzt (7.2.2.), oder als Beißmandibel ausgebildet ist (STRENGER 1952). So kann die Wannenbildung am vorderen Tentorialarm und ihr Übergang in die ventrad ziehende, innere Versteifungsleiste (sgs) als Subgenalleiste aufgefaßt werden. Eine ähnliche Wannenbildung bei der

Muskel-Grundplan der dicondylen Insekten nach KÉLER (1963)	MATSUDA (1965)	*Cicindela campestris* L. (Cicindelidae)	*Carabus spec.* (Carabidae) DAS (1937)	*Pterostichus nigrita* (Paykull) (Carabidae) TRÖSTER (1986)	*Nebria spec.* (Carabidae) SPENCE & SUTCLIFFE (1982)	*Haliplus lineatocollis* Marsham (Haliplidae) BEUTEL (1986)	*Orectochilus villosus* (Müller) (Gyrinidae) NOARS (1956)	*Dytiscus marginalis* L. (Dytiscidae) SPEYER (1922)	*Oryctes nasicornis* L. (Scarabaeidae) CROME (1957)
ANTENNE									
1.) M. tentorio-scapalis anterior	51.)	M 1	3 Antennen-muskeln vorhanden (Fig. 4)	M 2		M 1	"muscles antennaires" (3 Muskeln vorhanden, RUHNAU, pers. Mitt.)	"M.extensor antennae"	M 1
2.) M. tentorio-scapalis posterior	53.)	M 2		M 1		M 2		"M.flexor antennae"	M 2
4.) M. tentorio-scapalis medialis	52.)	M 3		M 3		M 3		"M.levator antennae"	M 4
3.) M. tentorio-scapalis lateralis	54.)	—	—	—		—	—	—	M 3
5.) M. scapopedi-cellaris lateralis		—	—	—		—	—	—	M 5
6.) M. scapopedi-cellaris medialis		—	—	—		—	—	—	M 6
LABRUM									
7.) M. labroepipharyngalis	63.) labro-epi-pharyngeal m.	—	—	—	—	—	—	—	M 7
9.) M. frontoepipharyngalis	61.) posterior fronto-labral muscle	—	?[1] M 4 (cf. BITSCH 1966:"dorsaler Cibarialdilatator")	—	—	—	—	—	M 9
MANDIBEL									
11.) M. cranioman-dibularis internus	21.) tergo-mand-dibular muscle	M 4	M 7	M 5	"adductor of mandible"	M 4	"adducteur mandibulaire"	"M. flexor mandibulae"	M 11
12.) M. cranioman-dibularis externus	23.) tergo-mandibular m.	M 5	M 6	M 4	"abductor of mandible"	M 5	"abducteur mandibulaire"	"M. extensor mandibulae"	M 12
13.) M.hypopha-ryngo mandibularis	26.) hypopharyngeo-mandibular m.	M 6	—	—	—	—	—	—	—

Tab. 1. Versuch einer Homologisierung der Kopfmuskulatur der Larve von *Cicindela campestris* L. mit derjenigen anderer Adephaga-Larven. Zum Vergleich sind die Verhältnisse einer polyphagen Käfer-Larve (*Oryctes nasicornis* L.) aufgeführt.

MAXILLE									
15.) M.cranio-cardinalis externus	1.) tergo-cardinal m.	?[2] M 7	M 8	M 7		M 6	"abducteur du cardo"	"M. extensor maxillae"	M 15
17.) M.tentorio-cardinalis	3.) tentorio-cardinal muscle		M 9	M 8		M 7	"adducteur du cardo"	—	M 17
16.) M.cranio-cardinalis internus		—	—	—		—	—	—	M 16 ?,vgl. KÉLER 1963
18.) M. tentoriostipitalis	4.) tentorio-stipital m.	M8 & M9 & M10 (?[3])	M10 & M12 (?[3])	M9 & M10 (?[3])		M 8	"adducteur du stipes"	a)"M.flexor maxillae" (Origo: tentorial!) b)"M.levator maxillae" (Origo: cranial!) (?[3])	M 18
19.) M. craniolacinialis	5.) tergo-lacinial m.	(M 10 ?[3])	(M 12 ?[3])	(M 10 ?[3])		—	—	("M. levator maxillae"?[3])	M 19
20.) M. stipitolacinialis	6.) stipito-lacinial m.	— (?[4] s.u. M 12)	—	—		—	—	—	M 20
22.) M. stipitopalpalis externus	9.) & 10.) antagonistic muscles of the palpus from the stipes	— (?[4] s.u. M 12)	?[5] "maxillary palpal muscle" (Fig. 29)	—		M 9	"dépresseur du palpe" maxillaire"	"M. extensor palpi maxillaris"	M 22
23.) M. stipitopalpalis internus		M 11		M 6		—	"élévateur du palpe maxillaire"	—	M 23
*) Depressor der dors. stipit. Membran		M 12 (homolog mit M 20 oder M 22 ?[4])	—	—		—	—	—	—
24.) M.palpopalpalis maxillae primus		—	—	—		—	—	—	M 24
25.) M. palpopalpalis maxillae secundus		—	—	—		—	—	—	M 25
26.) M. palpopalpalis maxillae tertius		—	—	—		—	—	—	M 26
27.) M. palpopalpalis maxillae quartus		—	—	—		—	—	—	M 27
LABIUM									
28.) M. submento-praementalis	38.) submento-premental m.	—	—	—		—	"rétracteur du labium"	vorhanden (Ruhnau 1986)	M 28
29.) M. tentorio-praementalis inf.	34.) postoccipito-premental m.	M 13	M 20	M 13	vorhanden (Fig. 5)	M 10	"adducteur ventral du labium"	"M. depressor labii"	—
30.) M. tentorio-praementalis superior	35.) tentorio-premental m.	M 14	M 21	M 12		M 11	"adducteur dorsal du labium"	"M. levator labii"	M 30
33.) M. praemento-palpalis internus	44.)-45.) premento-palpal muscles	?[6] M 15	?[6] —	?[6] M 11		—	?[6] —	?[6] (ANDERSON 1936: 2 Muskeln vorh.)	M 33
34.) M. praemento-palpalis externus		—	M 23	—		—	"élévateur du palpe labial"	RUHNAU, pers. Mitt.: nur 1 Muskel!	M 34
37.) M. hypo-pharyngosalivaris	71.)	—	—	—		—	—	—	M 37

PRAEORALHÖHLE, PHARYNX & HYPOPHARYNX

								SPEYER aus KORSCHELT (1923)	
43.) M. clypeopalatalis	81.) & 82.)? ant. & post. clypeo-epiph. m.	M 16a-f	?[1] M 4 (s.o. KÉLER: M 9)	M 14a-c	6 praepharyngeale Dilatatoren (Fig. 5)	M 12 - M 20	"constricteurs et dilatateurs dorsaux de l´atrium"	"Mm. dilatatores pharyngis I-IV"	M 43
44.)M.clypeobuccal.	82.)?	—		—		—	—	—	M 44
**)Kompressoren der Praeoralhöhle		M 17a-d		M 15a-d		6 Kompressoren vorhanden	"compresseurs de l´atrium"	"M. pharyngis transversalis"(partim)	—
45.) M. fronto-buccalis anterior	83.) ant.fronto-pharyngeal m.	M 18		—	"3 or 4 pairs of suspensor-muscles"	M 23	"dilatateurs du pharynx"	? "Mm. dilatatores pharyngis VI-VII"	M 45
46.) M.fronto-buccalis posterior	84.) posterior fronto-pharyng. m.	M 22		—		M 24 - M 27	—		M 46
48.) M.tentorio-buccalis anterior	87.)-88.) ventr. dilators of the pharynx	—		—		M 28 bis M 34	—	? "M. tentorio-pharyngealis post."(s.u.:M 52)	M 48
50.) M.tentorio-buccalis posterior		—		—			—	—	M 50
51.) M. verticopharyngalis	86.) cranio-pharyngeal m.	M 24		—	—	—	—	"Mm.dilatatores pharyngis VIII"	M 51
52.) M. tentorio-pharyngalis	89.) & 90.) post. tentorio-pha. m.	—		—	—	—	—	? "M. tentorio-pharyngealis post."(s.o.:M 48)	M 52
41.) M. fronto-hypopharyngalis (rao,SNODGRASS 1935)	74.) fronto-hypopharyngeal m.	M 20		M 16	"paired closer of the mouth"	M 21 & M 22	"rao"	"M. dilatator pharyngis V" (cf. DE MARZO 1979: rao)	M 41
42.) M. tentorio-hypopharyngalis	78.) postoccipito-hypopharyngeal m.	M 19		M 17	? "paired opener of the mouth"	—	"dilatateur ventral post. de l´atrium"	"M. tentorio-pharyngealis anterior"	—
67.) M. transversalis buccae	93.) ring muscles of the pharynx	M 21		—	? "unpaired closer of the mouth"	? (Abb. 7)	—	? "M. compressores pharyngis"[7] (partim)	
68.) M.anularis stomodaei		vorh.		vorh.	vorh.	vorh.	"constricteurs du pharynx"	"Mm. compressores pharyngis"[7]	
***)Dors. Längs-muskel zw. Pharynx und Praeoralhöhle		M 23		—	—	—	—	"M. longitudinalis pharyngis anterior"[7]	

Erläuterungen:

a) Linke Spalte mit Kreuzchen (*,**,***) an Stelle von Nummern vor den Namen: Diese Muskeln sind weder von KÉLER noch von MATSUDA im Grundplan aufgeführt.
b) Orientierungshilfe: Die Nummern der rechten Spalte (von CROME bei *Oryctes nasicornis* L.) stimmen mit denen von KÉLER überein.
c) Strich (—): Homologe Muskeln nicht vorhanden.
d) ? : Homologie des Muskels mit dem zugeordneten Muskel des Grundplanes (KÉLER und MATSUDA) unsicher.
e) Leer-Spalte: Muskeln dieser Körperregion bisher nicht beschrieben.

---

[1] Wahrscheinlich einem Clypealkompressor (KÉLER: M 43) homolog.
[2] Gemeinsame Insertion von 2 Muskeln (KÉLER: M 15 & M 17).
[3] Eventuell dem M. craniolacinialis (KÉLER: M 19) homolog (DAS 1937).
[4] Diese Muskeln könnten dem Depressor der dorsalen stipitalen Membran homolog sein (vgl. 7.2.3.).
[5] Homologisierung mit einem der beiden Maxillarpalpen-bewegenden Muskeln unsicher.
[6] Adephaga-Larven immer nur mit einem Labialpalpen-bewegenden Muskel, die vermutlich einander homolog sind.
[7] Namensgebung nach RUNGIUS 1911 (aus KORSCHELT 1924).

Larve von *Pterostichus nigrita,* die dort ebenfalls auf das Engste mit der Subgenalleiste verknüpft ist, wird dort als „Antennalsklerit" bezeichnet (TRÖSTER 1986).

Die Subgenalleiste ist sekundären, funktionellen Ursprunges und stellt eine Versteifungsleiste dar (STENGER 1952, MATSUDA 1965). Durch die extreme Prognathie ist die Subgena bei *C. campestris* an den ventralen Kopfvorderrand verlagert. Das Pleurostoma ist laterocaudal des Mandibelfensters, zwischen den beiden Gelenken, als schmaler Saum durch die Subgenalleiste vom übrigen Kopf abgegliedert. Dorsal geht es ohne deutliche Grenze in die „Wanne" am vorderen Tentorialarm über. Das Hypostoma, welches sich zwischen dem primären Mandibel- und dem Maxillengelenk erstreckt, umfaßt die Maxillarwanne, das schmale Sklerit ventral an der Maxillenbucht und geht nach BITSCH (1966) auch in den Oralbalken über.

Eine Subgena wurde bislang, soweit bekannt, für keine andere Larve der Adephaga beschrieben.

7.1.6. Postgenalbrücke

Die hinteren Tentorialgruben stellen Einstülpungen der nach ventral und vorne verlagerten Enden der Postoccipitalleisten dar (SNODGRASS 1960, DUPORTE 1962). Daher liegen bei *C. campstris* die Bereiche der Postgenae vor der ringförmig geschlossenen Postoccipitalleiste und jeweils seitlich der unpaaren, ventralen Häutungsnaht. Wie weit sie sich laterodorsad erstrecken, ist auf Grund einer fehlenden Abgrenzung zum Occiput und zu den Genae nicht feststellbar.

Stark median genäherte, hintere Tentorialgruben und die Ausbildung einer Postgenalbrücke sind kennzeichnend für die meisten Carabidae-Larven (SNODGRASS 1935, DAS 1937). Verschmolzene hintere Tentorialgruben und Tentorialarme, wie sie bei der *Cicindela*-Larve zu beobachten sind, wurden bisher bei keiner Adephaga-Larve gefunden. Dieser Zustand kann daher als abgeleitet gelten (cf. ANDERSON 1936).

Bei der Larve von *Loricera* (Carabidae) ist eine Gula ausgebildet (TRÖSTER 1986). Haliplidae-Larven besitzen eine „Submentogularregion" (BEUTEL 1986). Bei der Larve von *Noterus* (Noteridae) grenzen die weit auseinander liegenden, hinteren Tentorialgruben fast an das Hinterhauptsloch. Die Gula ist daher bei dieser Larve auf einen sehr schmalen Saum reduziert (RUHNAU 1985). Auch die Larven der Paussinae haben eine deutliche Gula (EMDEN 1922). Aufgrund dieser Befunde kann die Ausbildung einer Postgenalbrücke bei Cicindelidae-Larven als sekundär gelten; sie tritt bei Adephaga-Larven aber mehrfach auf.

An Exuvien von *C. campestris* ist eine Spaltung sowohl der vorderen, ventrobasalen Versteifungsleiste (ms), als auch der ventrocaudalen Verschmelzungsplatte (Vpl) zu beobachten. Der Versteifungsstab (mVst), die darunter liegende kutikuläre Lamelle (vergleiche 4.2.2.) und die caudal der Verschmelzungsplatte (Vpl) auslaufende, ventrobasale Versteifungsleiste sind an Exuvien nicht zu finden. Die beobachtete Halbierung der medianen (Versteifungs-)Strukturen und die 3malige, paarige Verwachsung (am Tentorium, an der Verschmelzungsplatte und an der Postoccipitalleiste) kann als Indiz für eine sekundäre Verschmelzung der Postgenae angesehen werden.

Die unpaare, ventrale Häutungsnaht wird bei Cicindelidae-Larven oft zu Unrecht als „gular suture" bezeichnet (HAMILTON 1925, BÖVING & CRAIGHEAD 1931). Die funktionelle Bedeutung dieser Naht bei der Ecdysis wurde schon von HINTON (1963) für die Larve von *Cicindela* spec. geklärt. Während der Häutung von Haliplidae- und Noteridae-Larven, denen eine ventrale, unpaare Häutungsnaht fehlt, ist keine Spaltung der ventralen Kopfseite zu beobachten (RUHNAU 1986).

7.1.7. Submentum

Die Submentalregion (SNODGRASS 1935, ANDERSON 1936, DUPORTE 1962) liegt vor den hinteren, verschmolzenen Tentorialgruben und hinter dem bei *C. campestris* membranösen Mentum. Der genaue Umfang des Submentum läßt sich nicht bestimmen, da es völlig in der ventralen Kopfkapsel aufgegangen ist. Da der Larve von *C. campestris* die Mm. submentopraementales (KÉLER: 28.; MATSUDA: m. 41, submento-mental muscles) fehlen, sind auch keine Deutungen mittels Muskelursprüngen möglich (cf. MATSUDA 1965). BITSCH (1966) spricht bei prognathen Köpfen, bei denen das Submentum in der „région ante- metatentorial" identifiziert werden kann, von einem „gulo-submentum". Nach ihm ist diese „l'aire gulo-submentale" dann extrem reduziert, wenn die hinteren Tentorialgruben fast verschmolzen und die „Suturen" davor entweder undeutlich (wie zum Beispiel bei *Cicindela* spec. oder *Harpalus* spec.) oder unpaar sind. Für diese unpaare „Sutur" führt BITSCH ein Beispiel von SNODGRASS an:

SNODGRASS (1960) bezweifelt die Existenz des Submentum, wenn die Postgenae median verwachsen sind. Seiner Meinung nach bilden die Postgenae dann auch das Gebiet vor den hinteren Tentorialgruben: „. . . in some carabid larvae the postgenae are farther lengthended distal to the pits, and come together medially, almost or entirely, suppressing the submentum between them". An seinem Beispiel *Pterostichus* (*Euferonia*) *stygicus* Say, verläuft die Verwachsungsnaht der Postgenae allerdings zwischen den stark genäherten hinteren Tentorialgruben bis an das Kopfvorderende, was bei *C. campestris* nicht der Fall ist. TRÖSTER (1986) folgt dieser Deutung bei der Beschreibung der Larve von *Pterostichus nigrita*.

Bei der Larve von *Orectochilus villosus* (Müller), (Gyrinidae, NOARS 1956) sind die hinteren Tentorialgruben ebenfalls stark genähert und die „Gularsutur" endet zwischen ihnen, wie bei *C. campestris*. NOARS bezeichnet das Gebiet vor den hinteren Tentorialgruben als, zur Gularregion gehörendes „postlabiales" Submentum: „. . . l'aire centrale de la paroi cranienne représente certainement le submentum postlabial".

ANDERSON (1936) definiert die Gula bei Käferlarven folgendermaßen: „Das Gebiet zwischen den nach vorne verlängerten, auslaufenden Enden der Postoccipitalleisten, das hinter einer, zwischen den hinteren Tentorialgruben ausgezogenen Linie liegt."

DAS (1937) sieht die Gula als sklerotisierte Platte zwischen Cervicalmembran und proximalen Basalrand des Submentum, die beidseitig von den ausgedehnten Postgenae, durch die „Gularsuturen" begrenzt wird, wobei er das Submentum mittels Muskeln identifiziert (vergleiche 7.1.7.). Weiterhin sagt er über Carabidae-Larven „. . . where the tentorial pits lie far forward from the occiput, yet a gula is not developed".

Vergleichend morphologisch ist also bei der Larve von *C. campestris* keine Gula ausgebildet. Dabei muß jedoch offen bleiben, inwieweit in der Submentalregion Reste einer Gula oder Postgenalbrücke aufgegangen sind, wie es zum Beispiel von BITSCH (1966) oder SNODGRASS (1960) beschrieben wird.

7.2. Kopfanhänge

7.2.1. Antenne

Wie bei anderen Adephaga-Larven – von Ausnahmen bei Dytiscidae abgesehen – ist die Antenne 4gliedrig (BÖVING & CRAIGHEAD 1931, EMDEN 1935, 1942, PETERSON 1960).

Das kleine Sinnesfeld auf Antennomer III (Abb. 9) liegt ungefähr an der Stelle, an der Adephaga-Larven oft ein „Anhangsglied" mit einem Sinneshöcker tragen (EMDEN 1935, BOUSQUET & GOULET 1984, LANDRY & BOUSQUET 1984, RUHNAU 1986, BEUTEL 1986, TRÖSTER 1986). Bei *C. campestris* fehlt dieses „Anhangsglied".

In den 3 Sinneshaaren des letzten Antennengliedes (Abb. 9) sehen sowohl BOUSQUET & GOULET (1984) als auch RUHNAU (1986) „primary setae": Das heißt, sie sind bereits im ersten Larvenstadium vorhanden und gehören zur Grundplan-Ausstattung der Adephaga-Larven. Bei Hydradephaga-Larven sind diese „primary setae" reduziert, bei Rhysodidae- und Carabidae-Larven dagegen sind sie, wie bei *C. campestris*, wohl ausgebildet (RUHNAU 1986).

Es scheint, daß die Antennenbasis der Dorsalkippung der Mandibelbasis und der restlichen Mundwerkzeuge gefolgt ist. Bei den prognathen Larven von *Pterostichus nigrita* (Paykull) und *Haliplus lineatocollis* Marsham sind sowohl Promotoren als auch Remotoren vorhanden (TRÖSTER 1986, BEUTEL 1986). Der Promotor dieser Larven dürfte so zum Levator (M 1), der Remotor zum Depressor (M 2) der *Cicindela*-Antenne geworden sein (Tabelle 1).

7.2.2. Mandibel

Der Mandibel von *C. campestris* fehlt ein Penicillus. Allgemein ist er an der Mandibel-Innenbasis der Larven von *Carabus* und der *Harpalinae* s. l. ausgebildet (THOMPSON 1979; zum Beispiel *Carabus hortensis*, BENGTSSON 1927, *Pterostichus nigrita*, TRÖSTER 1986 und *Chlaenius impunctifrons* Say, CLAASSEN 1919). Wie bei den Carabidae-Larven ist keine Mola oder Prostheca ausgebildet (BÖVING & CRAIGHEAD 1931, THOMPSON 1979). Als Ausnahme zeigen gewisse Larven der Paussinae einen beweglichen Mandibelfortsatz, der als Prostheca bezeichnet wird (EMDEN 1922).

Bei keiner Adephaga-Larve wurden bisher am distalen Mandibelabschnitt 3 Kanten beschrieben. Üblicherweise ist bei den Larven der Geadephaga nur eine Kante vorhanden, wie bei *Pterostichus nigrita* (TRÖSTER 1986) oder *Nebria* spec. (SPENCE & SUTCLIFFE 1982); manchmal sind auch 2 solcher Kanten zu finden, wie bei *Carabus*, *Metrius*, *Loricera* (Carabidae) und *Trachypachus* (TRÖSTER 1986, RUHNAU 1986).

Der geschlossene Saugkanal der Mandibel, wie er bei einigen Gyrinidae-, Dytiscidae- und Haliplidae-Larven auftritt (KORSCHELT 1924, DE MARZO 1979, BEUTEL 1986, RUHNAU 1986), soll aus einer 2kantigen Mandibel hervorgegangen sein („Eingefalteter Mandibelkanal", RUHNAU 1985, TRÖSTER 1986). Ob sich die Cicindelidae vom Rest der Adephaga getrennt haben, als bei deren Larven die zweite Mandibelkante bereits ausgebildet war, oder ob diese zweite Kante bei den Cicindelidae-Larven unabhängig entstanden ist, ist schwer zu sagen. Auf jeden Fall ist das Hinzukommen einer dritten Mandibelkante als Autapomorphie der Larven der Gattung *Cicindela* zu werten.

Der Muskel M 6 (KÉLER: 13., M. hypopharyngomandibularis) ist bei Käfern bisher lediglich für Imagines beschrieben worden, so für *Gyrinus substriatus* (HONOMICHL 1975). Die Existenz dieses Muskels bei *C. campestris* muß als plesiomorphes Merkmal angesehen werden.

Dagegen ist die Verlagerung des Ursprunges einer Partie des Mandibeladduktor-Muskels an das Pronotum (MdadM-Prn), die als Anpassung an das Beutefangverhalten der Larve von *C. campestris* gedeutet werden kann (Kap. 5.2.3.), eine Autapomorphie von *Cicindela*.

7.2.3. Maxille

Allgemein fehlt der Maxille der Adephaga-Larven eine Galea- und Lacinia-eigene Muskulatur (DAS 1937, BITSCH 1966, Tabelle 1).

Der dem Palpus maxillaris am nächsten gelegene, mit dem Palpus verwachsene Anhang kann als Galea gedeutet werden. Auch die 2Gliedrigkeit dieses Anhanges, ein ursprüngliches Merkmal der Galea von Adephaga-Larven, spricht für diese Annahme (BENGTSSON 1927, DAS 1937, EMDEN 1935, 1942, THOMPSON 1979, BEUTEL 1986). Als Ausnahme besitzen manche Harpalini- und Dytiscidae-Larven mehr als 2 Galeaglieder (EMDEN 1935).

Bei der Larve von *C. campestris* wird das mit der Galea verwachsene 1. Palpenglied irrtümlich als Palpifer (HAMILTON 1925) oder sogar als „Palpiger" (EMDEN 1935) bezeichnet. Allgemein ist bei Insekten-Larven das Palpenbasalsegment häufig mit dem Grundglied der Galea verwachsen und wird daher oft fälschlicherweise als Palpifer gedeutet (DAS 1937).

Die Lacinia kann bei der Larve von *C. campestris* nicht identifiziert werden. Auch bei den Larven der Carabidae ist die Lacinia zurückgebildet (BENGTSSON 1927, DAS 1937, EMDEN 1935, 1942). Ein Lacinia-ähnliches Gebilde konnte ich bei *Omophron* spec. ausmachen (cf. LANDRY & BOUSQUET 1984). Diese Autoren beschreiben bei *Metrius* spec. ebenfalls eine deutliche Lacinia. TRÖSTER (1986) deutet ein kleines, medial der Galea gelegenes Skleritchen bei der Larve von *Pterostichus nigrita* mit Vorbehalt als Lacinia. Auch für manche Nebriini-Larven wird eine Lacinia beschrieben (THOMPSON 1979).

HAMILTON (1925) homologisiert die bei *Cicindela*-Larven vorkommende „Schaltspange" mit der Lacinia. EMDEN (1935) hingegen hält sie für einen „selbständig gewordenen Teil des Stipes oder des Palpiger". Bei Käfer-Larven läßt sich aber, selbst bei stärkster Reduktion, stets der craniale Heber der Lacinia („Cranial flexor of the lacinia") nachweisen (DAS 1937). Da an der „Schaltspange" kein Muskel inseriert, ist eine Homologie mit der Lacinia unwahrscheinlich.

HONOMICHL (1980) zeigt, daß digitiforme Sensillen bei nahezu allen von ihm untersuchten (allerdings imaginalen) Käfern regelmäßig am distalen Glied des Maxillarpalpus zu finden sind. In seiner Arbeit sind die Sensillen der Imago von *C. campestris* beschrieben. In weiteren Arbeiten (GUSE & HONOMICHL 1980, HONOMICHL & GUSE 1981) wird die morphologische Feinstruktur und die erstaunliche Übereinstimmung bei verschiedenen Käferarten aufgezeigt. Eine endgültige Klärung der Funktion dieser Sensillen steht noch aus. Interessant wäre die Klärung der Frage, ob digitiforme Sensillen am distalen Glied des Maxillarpalpus eine Synapomorphie aller (imaginalen und larvalen?) Käfer sind.

C. campestris besitzt 2 getrennte Cardosklerite. Darin stimmen sie mit dem größten Teil der Carabidae-Larven überein (RUHNAU 1986; Einzelbeschreibungen: EMDEN 1942, TRÖSTER 1986, Abbildung bei BOUSQUET & GOULET 1984). Bei Carabini- und Nebriini-Larven tritt aber eine Abwandlung auf, indem die 2 Cardoanteile dorsal miteinander verwachsen (RUHNAU 1986, Einzelbeschreibungen an 11 mitteleuropäischen *Carabus*-Arten: BENGTSSON 1927. Diese dorsale Verwachsung ist bei Carabini-Larven äußerlich nicht sichtbar. Bei den Larven von *Trachypachus*, Paussinae, Omophronini, Gyrinidae, Haliplidae und Noteridae ist der Cardo deutlich einteilig (RUHNAU 1986, Einzelbeschreibungen NOARS 1956, RUHNAU 1985, BEUTEL 1986, Abbildung bei THOMPSON 1979).

Bemerkenswert ist das craniocardinale Maxillengelenk bei *Cicindela campestris,* das außerdem bisher nur bei Hydradephaga- und *Trachypachus*-Larven nachgewiesen wurde, nicht aber bei Carabidae-Larven (cf. RUHNAU 1986). Möglicherweise handelt es sich bei dieser Art der Maxillengelenkung um ein ursprüngliches Merkmal der Adephaga-Larven; dagegen sieht RUHNAU in der Ausbildung eines cranialen Gelenkzapfens ein gemeinsames abgeleitetes Merkmal der Hydradephaga und Trachypachidae.

Bei allen untersuchten Carabidae-Larven (TRÖSTER 1986, DAS 1937) und einem Teil der Hydradephaga-Larven (NOARS 1956, BEUTEL 1986) inserieren am Cardo 2 getrennte Muskeln. Hingegen inseriert bei den Hygrobiidae, Amphizoidae (RUHNAU 1986) und Dytiscidae nur ein Muskel am Cardo (SPEYER 1922; Tabelle 1). Bei den Larven, bei denen zwei Muskeln am Cardo ansetzen, wirkt der M. tentoriocardinalis (KÉLER: M 17) als Cardoadduktor. Der Larve von *C. campestris* fehlt ein Cardoadduktor. Dagegen nimmt einer der beiden Züge des Cardoabduktors (M 7) seinen Ursprung am Tentorium. Daher nehme ich an, daß M 7 aus dem M. craniocardinalis (KÉLER: M 15) und dem M. tentoriocardinalis zusammengesetzt ist (5.3.2., cf. Tabelle 1: Fußnote 2).

Am Stipesbasalrand der untersuchten *Cicindela*-Larve inserieren 3 separate Muskeln (M 8–M 10). Bei den bisher untersuchten Larven der Carabidae (DAS 1937, TRÖSTER 1986) sind es zwei, ebenso wie bei den Hydradephaga-Larven der Amphizoidae, Hygrobiidae (RUHNAU 1986) und Dytiscidae (SPEYER 1922). Bei den restlichen Hydradephaga-Familien ist nur ein stipesbewegender Muskel ausgebildet (NOARS 1956, BEUTEL 1986).

Auffallend ist, daß der Stipes-Abduktor in den untersuchten Fällen (DAS 1937, NOARS 1956, TRÖSTER 1986) immer, bei der vorliegenden Cicindelidae-Larve zumindest teilweise (M 10), am Cranium entspringt. KÉLER führt in seinem Muskel-Grundplan für dicondyle Insekten keinen craniostipitalen Muskel an. MATSUDA (1965) beschreibt einen tergo-stipitalen Muskel lediglich bei *Machilis* spec. (Thysanura). Es wäre also durchaus denkbar (DAS 1937), daß mit dem Verlust der Lacinia, der sie ursprünglich bewegende Muskel (M. craniolacinialis), seinen Ansatz zum (dorsalen) Stipesbasalrand verlagert hat (Tabelle 1: Fußnote 3).

Allerdings weist TRÖSTER (1986) darauf hin, daß der M. craniolacinialis bei der Larve von *Carabus* spec. von DAS (1937) eventuell falsch homologisiert ist (Tabelle 1). Demnach hätte der M. tentoriostipitalis (KÉLER: 18.; MATSUDA: m. 4, tentorio-stipital muscle) eine Aufspaltung erfahren (cf. TRÖSTER 1986). Dann wären alle drei bei der Larve von *C. campestris* am Stipesbasalrand getrennt inserierenden Muskeln durch eine Aufspaltung aus dem M. tentoriostipitalis hervorgegangen.

RUHNAU (1986) sieht allgemein im Vorhandensein eines cranio- und eines tentoriostipitalen Muskels den ursprünglichen Zustand bei Adephaga-Larven, während er den Verlust eines dieser Muskeln (des stipitalen Abduktors) als Synapomorphie der Gyrinidae-, Haliplidae- und Noteridae-Larven wertet.

Sehr ungewöhnlich ist der quer im Stipes verlaufende Muskel (M 12), der Depressor der dorsalen stipitalen Membran. Ausgehend von der naheliegenden Vermutung, daß es sich bei diesem Muskel um keinen modifizierten, cranialen Muskel handelt, kommt zur Deutung nur eine Abwandlung eines der folgenden Muskeln, die der Larve von *C. campestris* in typischer Ausprägung fehlen, in Betracht: M. stipitolacinialis, M. stipitogalealis und M. stipitopalpalis externus. Da bei keiner Adephaga-Larve bisher ein M. stipitogalealis (KÉLER: M 21; cf. Tabelle 1) nachgewiesen

werden konnte, bleiben nur 2 Muskeln, die zur Homologisierung herangezogen werden könnten. RUHNAU (1986) sieht in M 12 ein Derivat des M. stipitolacinialis (KÉLER: 20.; MATSUDA: m. 6, stipito-lacinial muscle). Dem Gedankengang von RUHNAU folgend kann eine Einengung auf den M. stipitolacinialis in sofern in Betracht gezogen werden, daß bei allen Adephaga-Larven, mit Ausnahme von *Orectochilus villosus* (Müller), immer nur ein Palpenbeweger, wenn auch in verschiedener Funktionsweise, gefunden wurde (SPEYER 1922, DAS 1937, NOARS 1956, BEUTEL 1986, TRÖSTER 1986, cf. Tabelle 1: Fußnote 4).

Der zweite Palpenbeweger bei der Larve von *Orectochilus* (Gyrinidae, NOARS 1956) ist entweder eine (wie generell) fast auszuschließende Neubildung oder zeigt den ursprünglichen Zustand der Adephaga-Larven. Da die Larve von *C. campestris* allgemein eine plesiomorphe Anzahl von Muskeln gegenüber anderen Adephaga-Larven aufweist (Tabelle 1), ist eine Abwandlung des M. stipitopalpalis externus zu M 12 durchaus denkbar (Tabelle 1: Fußnote 4).

7.2.4. Labium

Die anterodorsale Vorwölbung des Praementum wird als Verwachsung der Glossen und Paraglossen gedeutet und allgemein bei Insekten-Larven als Ligula bezeichnet (SNODGRASS 1935, ANDERSON 1936). Die Rudimente der verschmolzenen Glossen und der Paraglossen sind in den 3 dorsalen Ausbuchtungen am Praementum der Cicindelidae-Larven deutlich sichtbar (ANDERSON 1936, MATSUDA 1965, cf. Abb. 7).

Als Besonderheit unter den bisher untersuchten Adephaga-Larven zählt das basale Doppelsklerit am Labialpalpus (bDs) von *C. campestris*. Es ist bei allen beschriebenen Larven der Gattung *Cicindela* vorhanden (SCHIÖDTE 1867, HAMILTON 1925, EMDEN 1935, ANDERSON 1936). Bei der Larve der Gattung *Prepusa* (Cicindelidae) kommt nur ein einfaches Sklerit vor (EMDEN 1935: Fig. 2). Den Cicindelidae-Larven der Gattungen *Tetracha* und *Amblychila* fehlt es völlig (HAMILTON 1925; für *Amblychila* siehe auch BÖVING & CRAIGHEAD 1931). Es wurde fälschlicherweise als Teil des Praementum angesehen und als „Palpiger" bezeichnet (HAMILTON 1925, EMDEN 1935). Da aber am proximalen Skleritchen des Doppelsklerites der Palpensenker (M 15) inseriert, ist es sicherlich sekundär vom Palpengrundglied abgetrennt (cf. ANDERSON 1936). Offen bleibt, ob das Fehlen oder die Einteiligkeit dieses basalen Skleritchen bei manchen Cicindelidae-Gattungen den ursprünglichen oder den reduzierten Zustand repräsentiert.

Bei allen bisher untersuchten Adephaga-Larven findet sich lediglich ein einziger palpenbewegender Muskel (DAS 1937, DORSEY 1943, NOARS 1956, TRÖSTER 1986, cf. Tabelle 1). Im Gegensatz dazu beobachtete ANDERSON (1936) bei der Larve von *Dytiscus* spec. und *Harpalus* spec. (Carabidae) zwei Palpenbeweger. Die Beschreibung für Dytiscidae-Larven ist mit Sicherheit falsch (RUHNAU, pers. Mittl., cf. Tabelle 1). Auch bezweifle ich den zweiten Palpenmuskel bei Harpalini-Larven. Hierzu wäre eine genauere Untersuchung wünschenswert. Der Larve von *Haliplus lineatocollis* (Haliplidae, BEUTEL 1986) fehlen Labialpalpenmuskeln völlig (Tabelle 1).

ANDERSON (1936) sieht die Funktion des Palpenmuskels bei *Cicindela hirticollis* Say im Heben des Palpus, beschreibt jedoch in seinem hypothetischen Muskel-Grundplan einen Depressor, der seinen Ursprung medial am Praementum hat und dessen Insertion am medialen Basalrand des 1. Palpengliedes liegt, genau wie bei *C. campestris*.

DORSEY (1943) deutet einen Muskel mit ähnlichem Verlauf bei der Larve von *Amara* spec. (Ursprung medial am Praementum) als „Levator muscle of the labial palpus". Er leitet ihn vom entsprechenden Muskel bei *Periplaneta americana* L. ab, obwohl dort medial am Praementum auch ein Depressor entspringt. Allerdings funktioniert bei der Larve von *Amara* spec. der Muskel durch die dorsale Insertion tatsächlich als Levator.

Der Palpenmuskel bei *Pterostichus nigrita* setzt am lateralen Basalrand des Palpengrundgliedes an und wird dort als M. praementopalpalis internus gedeutet (TRÖSTER 1986), obwohl nach der topographischen Benennung dieses Muskels durch KÉLER (1963) die Insertion des Muskels am medialen Palpenbasalrand liegen müßte (Name!).

Allgemein entspringt der einzige Muskel des Labialpalpus bei den Larven der untersuchten Carabidae-Larven (DAS 1936, DORSEY 1943, TRÖSTER 1986), sowie bei *Cicindela hirticollis* (ANDERSON 1936) und *C. campestris* medioventral am Praementum. Auch bei der Larve von *Carabus* spec. ist das so (nach der Abbildung von DAS 1936). Dort wird dieser Muskel allerdings als „Retraktor" bezeichnet.

Die unterschiedliche Bezeichnung dieses Muskels und die verschiedenen Insertionen machen seine Deutung schwierig. Da bei Adephaga-Larven, soweit mir bekannt (Tabelle 1: Fußnote 6), immer nur ein Palpenmuskel vorkommt, ist es wahrscheinlich, daß es sich in allen Fällen um den gleichen Muskel handelt.

Der Larve von *C. campestris* fehlt ein dritter praementaler Retraktor, ebenso wie den Larven der Carabidae (DAS 1936, ANDERSON 1936, DORSEY 1943, TRÖSTER 1986) und der Larve von *Trachypachus* (RUHNAU 1986). Dagegen ist bei den Larven von *Amphizoa* (Amphizoidae, ANDERSON 1936), der Dytiscidae (DE MARZO 1979), der Gyrinidae (DORSEY 1943, NOARS 1956), der Noteridae und bei *Peltodytes* (Haliplidae, RUHNAU 1986) zusätzlich ein 3., medianer Labialretraktor vorhanden. Dieser fehlt aber sekundär (RUHNAU 1986) der Larve von *Haliplus lineatocollis* (Haliplidae, BEUTEL 1986). Dementsprechend wertet RUHNAU (1986) die Ausbildung eines dritten, medianen praementalen Retraktors als Synapomorphie der Hydradephaga. ANDERSON (1936) und SPEYER (1922) haben diesen Muskel an der Larve von *Dytiscus* nicht beschrieben (Tabelle 1).

7.2.5. Hypopharynx

Der „Oralrahmen" wird bei der Larve von *C. campestris,* außer vom „Nasale", von den Oralbalken, die Bestandteile des Hypostoma darstellen („hypostomal lobes", DAS 1937) und die sie verbindende „barre transverse", die hypopharyngealen Ursprunges ist (BITSCH 1966), gebildet.

EVANS (1964) bezeichnet eine „barre transverse"-ähnliche Struktur an der Imago von *Nebria brevicollis* F. als „suspensorial sclerite". Dieser Begriff wird von SPENCE & SUTCLIFFE (1982) für eine Larve der gleichen Gattung übernommen: „Supported at each anterior corner by heavy struts of cuticle extending inward und upward from the head capsule venter between the mandibular and maxillary insertions. This „suspensorial sclerite" (sensu EVANS 1964) is fused . . .". Meiner Meinung nach beschreiben SPENCE & SUTCLIFFE (1982) hier auch Oralbalken. Leider fehlt dieser Arbeit eine Abbildung der entsprechenden Strukturen.

Eine „barre transverse"-ähnliche Struktur wird auch als „hypopharyngeal bracon" (BÖVING & CRAIGHEAD 1931) bezeichnet. DAS (1937) beschreibt einen solchen „hypopharyngeal bracon", zwischen den „hypostomal lobes" für Tenebrionidae- und Lucanidae-Larven.

Den untersuchten Carabidae-Larven *Amara* und *Galerita* (DORSEY 1943) und *Pterostichus nigrita* (TRÖSTER 1986) scheint, im Gegensatz zu *Nebria* spec. (SPENCE & SUTCLIFFE 1982) ein solcher Oralrahmen zu fehlen oder er ist übersehen worden. Nach RUHNAU (1986) sind aber Oralbalken („Inter-mandibulo-maxillary bars") bei allen von ihm daraufhin untersuchten Carabidae-Larven vorhanden, so auch bei *Pterostichus*, *Patrobus* und *Agonum.* Ebenso sind

sie bei den Larven von *Omophron*, *Trachypachus* und allen Larven der Hydradephaga zu finden (RUHNAU 1986). Er rechnet sie daher zum Grundplan der Adephaga-Larven. Bei der Larve von *Haliplus lineatocollis* (Haliplidae, BEUTEL 1986) sind allerdings keine Oralbalken beschrieben.

Bei der Larve von *C. campestris* deute ich die mit der „barre transverse" verschmolzene Platte des Hypopharynx (PHphy, Abb. 7) auf Grund der nahtlosen Verbindung mit dem caudal gelegenen Cibarialsklerit ebenfalls als Teil des Hypopharynx.

Ein der Platte des Hypopharynx ähnliches Sklerit, vor dem sklerotisierten Boden des Cibarium, beschreibt BENGTSSON (1927) an den Larven von *Carabus hortensis* L., *Carabus violaceus* L. und *Pterostichus oblongopunctatus* F. Er bezeichnet es aber fälschlicherweise als „fulcrum submenti". In der Arbeit über die Larve von *Omophron* spec. (LANDRY & BOUSQUET 1984) ist auf einer REM-Aufnahme des Hypopharynx (und des Praementum) eine ähnliche Struktur erkennbar.

Diese Platte des Hypopharynx an der „barre transverse" oder ähnliche Strukturen („fulcrum submenti") sind auch bei den Larven von *Carabus* spec. (BENGTSSON 1927), *Omophron* (LANDRY & BOUSQUET 1984), *Nebria* spec. (SPENCE & SUTCLIFFE 1982) sowie *Leistus* spec. (RUHNAU 1986) vorhanden. RUHNAU (1986) bezeichnet eine Bildung dorsal am Mentum als „hypopharynx-like swelling", die funktionell eine Abdichtung der Praeoralhöhle bewirken könnte. Besonders deutlich ist diese „hypopharynx-like swelling" nach RUHNAU (1986) bei den Larven von *Trachypachus*, *Peltodytes* (Haliplidae, bei *Haliplus* von BEUTEL 1986 nicht beschrieben), *Noterus*, *Gyrinus* und *Copelatus* (Dytiscidae). Diese Aufwölbung stellt nach RUHNAU eine Neubildung dar, die in Zusammenhang mit der Nahrungsaufnahme entstanden ist. Ob es sich dabei jeweils um homologe Strukturen handelt, bedarf einer Prüfung.

Nach RUHNAU (1986) ist bei Cicindelidae-Larven der Hypopharynx „primarily absent", und er schreibt dem Mentum keine „hypopharynx-like swelling" zu. Sie ist aber hinter dem Praementum, am Übergang von Mentum und der Platte des Hypopharynx, eindeutig vorhanden.

Allgemein ist bei Carabidae-Larven der Hypopharynx mit dem Mentum nicht zu einer Einheit oder einem Sklerit verschmolzen (EMDEN 1942, THOMPSON 1979). Dies trifft auch auf die Larve von *C. campestris* zu, bei der eine klare Grenze zwischen Mentum und Hypopharynx gegeben ist. Die dorsalen, praementalen Retraktoren inserieren vor dem dorsalen Anteil des Mentum. Dadurch kann das Mentum unter die Platte des Hypopharynx gezogen werden. Der Hypopharynx ist also an der Bildung des Bodens der Praeoralhöhle beteiligt und nicht „primarily absent".

Im Gegensatz dazu hat bei der Larve von *Pterostichus nigrita* eine übergangslose Verschmelzung von Labium und Hypopharynx stattgefunden („Labiumhypopharynx", TRÖSTER 1986) und der „Hypopharynx ist nur proximal sklerotisiert".

Die langen Haare der vorderen Praeoralhöhle stehen bei der Larve von *Pterostichus nigrita* auf dem Mentum und sind verzweigt (TRÖSTER 1986). Bei der Larve von *C. campestris* dagegen sitzen sie dem Praementum auf und sind glatt (Abb. 5).

7.3. Nahrungskanal

Eine Trennung von äußerem Nahrungskanal (Praeoralhöhle) und Vorderpharynx scheint bei der Larve von *C. campestris* nicht möglich: Praeoralhöhle und Vorderpharynx werden topographisch durch die Lage des Frontalganglions, das auch die Lage der anatomischen Mundöffnung anzeigt, getrennt (SNODGRASS 1935). Auch erfolgt die Benennung der Muskeln in diesem Bereich auf Grund dieser „Landmarke" (KÉLER 1963). Bei der Larve von *C. campestris* verlaufen die Frontalkonnek-

tive über dem caudalen Abschnitt der funktionellen Saug- und Druckpumpe, in die auch der anatomische Mund mit einbezogen ist. Die Dilatatoren M 18 und M 22, die hinter den Frontalkonnektiven verlaufen (6.2.), gehören deshalb dem Vorderpharynx an. So können die Begriffe Cibarium oder Epipharynx nur bedingt verwendet werden, da ihre Abgrenzung zum Vorderpharynx unscharf ist.

Denkbar ist, daß der am caudalen Ende der Saug- und Druckpumpe gelegene Verschluß- und Öffnungsmechanismus den anatomischen Mund darstellt. Dafür spricht, daß er am Ende des Cibarialsklerites liegt. Auch die Lage von M 20 (= rao, SNODGRASS 1935) spricht für diese Annahme. Nach SNODGRASS (1935) inseriert dieser Muskel immer am proximalen Ende des (sklerotisierten) Suspensorialarmes, dem Rande der anatomischen Mundöffnung (Name des Muskels!).

Ein dorsaler postcerebraler Pharynxdilatator, wie er bei *C. campestris* ausgebildet ist, ist auch für die Larve von *Dytiscus marginalis* beschrieben (SPEYER aus KORSCHELT 1923), wo er allerdings sehr mächtig ausgebildet ist, ebenso wie bei den Hydradephaga-Larven *Amphizoa* und *Hygrobia* (RUHNAU 1986). Auch bei den Carabidae-Larven *Omophron* und *Leistus* ist ein dünner postcerebraler Pharynxdilatator vorhanden (RUHNAU 1986). Er fehlt aber den Larven von *Pterostichus nigrita* (TRÖSTER 1986) und *Nebria* spec. (SPENCE & SUTCLIFFE 1982), ebenso wie den Larven der Gyrinidae, Haliplidae und Noteridae (NOARS 1956, BEUTEL 1986, RUHNAU 1986).

Ventrale Pharynxdilatatoren fehlen der Larve von *C. campestris* ebenso wie den untersuchten Carabidae-Larven (DORSEY 1943, SPENCE & SUTCLIFFE 1982, TRÖSTER 1986). Dagegen haben die Hydradephaga-Larven stets wohl ausgebildete ventrale Phyrynxdilatatoren (SPEYER aus KORSCHELT 1923, NOARS 1956, DE MARZO 1979, BEUTEL 1986).

Sowohl bei *Pterostichus nigrita* (TRÖSTER 1986) als auch bei *Nebria* spec. (SPENCE & SUTCLIFFE 1982) öffnen die am Tentorium entspringenden Muskeln die anatomische Mundöffnung. Zumindest bei *Pterostichus nigrita* sind diese Muskeln den Mm. tentoriohypopharyngales (M 19) von *C. campestris* homolog (Tabelle 1). Der M. tentoriohypopharyngalis fehlt den Carabidae-Larven *Amara* und *Galerita* (DORSEY 1943). Dagegen ist er bei Hydradephaga-Larven, wie zum Beispiel bei *Orectochilus* (NOARS 1956) und bei *Dytiscus* (SPEYER aus KORSCHELT 1923, DE MARZO 1979) vorhanden. Bei *Haliplus* (BEUTEL 1986) scheint er wiederum zu fehlen.

Der letzte Kompressor an der Saug- und Druckpumpe bei *C. campestris* (M 21) könnte dem „unpaired closer of the mouth" von *Nebria* spec. (SPENCE & SUTCLIFFE 1982) homolog sein. Dort liegt er unter dem Frontalganglion, aber vor M 20 (rao, SNODGRASS 1935). Der Larve von *Pterostichus nigrita* fehlt ein entsprechender Muskel (TRÖSTER 1986). Bei allen untersuchten Hydradephaga-Larven ist er nicht beschrieben (SPEYER aus KORSCHELT 1923, NOARS 1956, BEUTEL 1986).

7.4. Schlußwort

Die vorliegende Studie über den Kopf der Larve von *C. campestris* und der Vergleich der Ergebnisse mit den bisher bekannten Verhältnissen bei anderen Adephaga-Gruppen zeigt, daß die Cicindelidae (falls man von *Cicindela* her auf eine ganze Familie verallgemeinern darf) eine recht isolierte Stellung innerhalb der adephagen Käfer einnehmen. Ihre Monophylie ist durch zahlreiche Autapomorphien wohlbegründet.

Bei der Analyse einer Reihe von phylogenetisch relevanten Merkmalen konnten keine näheren verwandtschaftlichen Beziehungen – weder zu den Hydradephaga noch zu den Carabidae – nachgewiesen werden. Allerdings ist die Kenntnis der Kopfmorphologie, insbesondere der Larven besonders ursprünglicher Geadephaga (zum Beispiel Carabidae) viel zu gering, als daß hier ein eindeutiges Urteil gefällt werden könnte.

Die Cicindelidae erscheinen, was ihre Larven betrifft, einerseits als hochspezialisierte Tiergruppe. Andererseits finden sich bei ihnen besonders zahlreiche morphologische Merkmale, die zum Grundplan der Adephaga-Larven gehören dürften. Es ist nicht auszuschließen, daß wir es hier mit einer Gruppe zu tun haben, die sich relativ früh vom Stamm der Adephaga getrennt hat.

8. Literatur

Altner, H. & Bauer, T. (1982): Ultrastructure of a specialized, thrust-sensitive, insect mechanoreceptor: Stimulus-transmitting structures and sensory apparatus in the rostral horns of *Notiophilus biguttatus*. – Cell Tissue Res. **226**: 337–354; Berlin & Heidelberg.

Anderson, W. H. (1936): A comparative study of the labium of coleopterous larvae. – Smithson. misc. Collns **95**(13): 1–29, + 8 pls.; Washington.

Bengtsson, S. (1927): Die Larven der nordischen Arten von *Carabus* Lin. Eine morphologische Studie. – Lunds Univ. Arsskr. (N. F. 2) **24**(2): 1–89; Lund.

Beutel, R. (1986): Skelet und Muskulatur des Kopfes der Larve von *Haliplus lineatocollis* Mrsh. (Coleoptera: Haliplidae). – Stuttgarter Beitr. Naturk. (Ser. A) **390**: 1–15; Stuttgart.

Bitsch, J. (1966): L'évolution des structures céphaliques chez les larves de Coléoptères. – Annls. Soc. ent. Fr. (N. S.) **11**(2): 255–324; Paris.

Böving, A. G. & Craighead, F. C. (1931): An illustrated synopsis of the principal larval forms of the order Coleoptera. – Entomologica amer. (N. S.) **11**(1–4): 1–351; Brooklyn, NY.

Bousquet, Y. & Goulet, H. (1984): Notation of primary setae and pores on larvae of Carabidae (Coleoptera: Adephaga). – Can. J. Zool. **62**(4): 573–588; Ottawa.

Burmeister, F. (1939): Biologie, Ökologie und Verbreitung der europäischen Käfer auf systematischer Grundlage. Band 1: Adephaga. – 275 S.; Krefeld (Goecke).

Claassen, P. W. (1919): Life history and biological notes on *Chlaenius impunctifrons* Say. (Coleoptera: Carabidae). – Ann. ent. Soc. Amer. **12**: 95–102; Columbus, Ohio.

Cook, E. F. (1943): The head of some Coleoptera. – Microent. **8**(1): 25–40; Stanford.

– (1944): The morphology and musculature of the labrum and clypeus of insects. – Microent. **9**(1): 1–35; Stanford.

Crampton, G. C. (1921): The sclerites of the head, and the mouthparts of certain immature and adult insects. – Ann. ent. Soc. Amer. **14**: 65–103 + 8 pls.; Columbus, Ohio.

Crome, W. (1957): Zur Morphologie und Anatomie der Larve von *Oryctes nasicornis* L. (Col. Dynastidae). – Dt. ent. Z. (N. F.) **4**: 228–262; Berlin.

Das, G. M. (1937): The musculature of the mouth-parts of insect larvae. – Quart. J. microsc. Sci. **80**: 39–80 + 12 pls.; London.

De Marzo, L. (1979): Studi sulle larve dei Coleotteri Ditiscidi. X. Anatomia e funzionamento dell'apparato succhiante cibario-faringeo in alcune forme larvali delle subff. Dytiscinae, Colymbetinae, Laccophilinae e Hydroporinae. – Entomologica Bari **15**: 5–72; Bari.

Dorsey, C. K. (1943): The musculature of the labrum, labium and pharyngeal region of adult and immature Coleoptera. – Smithson. misc. Collns. **103**(7): 1–42 + 24 pls.; Washington.

Duporte, E. M. (1962): Origin of the gula in insects. – Can. J. Zool. **40**: 381–384; Ottawa.

Eisenbeis, G. & Wichard, W. (1985): Atlas zur Biologie der Bodenarthropoden. – 423 S.; Stuttgart & New York (Fischer).

EMDEN, F. VAN (1922): Über die Larven der Paussinae und Beschreibung der Larve des *Paussus granulatus* Westw. (Col.). – Ent. Bl. **18**(1): 37–47; Krefeld.

– (1935): Die Larven der Cicindelinae I. Einleitendes und alocosternale Phyle. – Tijdschr. Ent. **78**: 134–183; s'Gravenhage.

– (1942): A key to the genera of larval Carabidae (Col.). – Trans. R. ent. Soc. Lond. **92**: 1–99; London.

– (1943): Larvae of british beetles. IV. Various small families. – Entomologist's mon. Mag. **79**: 209–223 + 259–270; London.

EVANS, M. E. G. (1961): The fronto-clypeal region and the stomodeum in Coleoptera. – Proc. R. ent. Soc. Lond. (A, Sec. B) **36**: 159–162; London.

– (1964): A comparative account of the feeding methods of the beetles *Nebria brevicollis* (F.) (Carabidae) and *Philonthus decorus* (Grav.) (Staphylinidae). – Trans. R. Soc. Edinb. **66**(5): 91–109; Edinburgh.

FAASCH, H. (1968): Beobachtungen zur Biologie und zum Verhalten von *Cicindela hybrida* L. und *Cicindela campestris* L. und experimentelle Analyse ihres Beutefangverhaltens. – Zool. Jb. Syst. **95**: 477–522; Jena.

FERRIS, G. F. (1943): The basic materials of the insect cranium. – Microent. **8**(1): 8–24; Stanford.

FRIEDRICHS, H. F. (1931): Beiträge zur Morphologie und Physiologie der Sehorgane der Cicindelinen (Col.) – Z. Morph. Ökol. Tiere **21**: 1–171; Berlin.

GREGORY, G. E., GREENWAY, A. R. & LORD, K. A. (1980): Alcoholic Bouin fixation of insect nervous systems for Bodian silver staining. I: Composition of „aged" fixative. – Stain Technol. **55**(3): 143–149; Baltimore.

GUSE, G.-W. & HONOMICHL, K. (1980): Die digitiformen Sensillen auf dem Maxillarpalpus von Coleoptera. II. Feinstruktur bei *Agabus bipustulatus* (L.) und *Hydrobius fuscipes* L.). – Protoplasma **103**: 55–63; Heidelberg & Berlin.

HAMILTON, C. C. (1925): Studies on the morphology, taxonomy, and ecology of the larvae of holarctic tiger-beetles (family Cicindelidae). – Proc. U. S. natn. Mus. **65**(17): 1–87; Washington, D. C.

HENDERSON, M. (1976): Notes of larvae of *Cicindela campestris*. – Bull. amat. Ent. Soc. **35**(311): 52–53; London.

HINTON, H. E. (1963): The ventral ecdysial lines of the head of endopterygote larvae. – Trans. R. ent. Soc. Lond. **115**(2): 39–61; London.

HONOMICHL, K. (1975): Beitrag zur Morphologie des Kopfes von *Gyrinus substriatus* Stephens, 1829 (Coleoptera, Insecta). – Zool. Jb. Anat. **94**: 218–295; Jena.

– (1980): Die digitiformen Sensillen auf dem Maxillarpalpus von Coleoptera. I. Vergleichend-topographische Untersuchung des kutikulären Apparates. – Zool. Anz. **204**: 1–12; Jena.

HONOMICHL, K. & GUSE, G.-W. (1981) Digitiform sensilla on the maxillar palp of Coleoptera III. Fine structure in *Tenebrio molitor* L. and *Dermestes maculatus* De Geer. – Acta zool. **62**(1): 17–25; Stockholm.

HORION, A. (1949): Käferkunde für Naturfreunde. – 292 S.; Frankfurt/M. (Klostermann).

KÉLER, S. VON (1963): Entomologisches Wörterbuch. – 3. Aufl., 774 S.; Berlin (Akademie-Verlag).

KORSCHELT, E. (1923): Bearbeitung einheimischer Tiere. Erste Monographie: Der Gelbrand *Dytiscus marginalis* L.; 1. Band. – 863 S.; Leipzig (Engelmann).

– (1924): Bearbeitung einheimischer Tiere. Erste Monographie: Der Gelbrand *Dytiscus marginalis* L.; 2. Band. – 964 S.; Leipzig (Engelmann).

LANDRY, J.-F. & BOUSQUET, Y. (1984): The genus *Omophron* Latreille (Coleoptera: Carabidae): Redescription of the larval stage and phylogenetic considerations. – Can. Ent. **116**(11): 1557–1569; Ottawa.

MANDL, K. (1971): Wiederherstellung des Familienstatus der Cicindelidae. – Beitr. Ent. **21**(3/6): 507–508; Berlin.

MATSUDA, R. (1965): Morphology and evolution of the insect head. – Mem. amer. ent. Inst. **4**: 1–334; Ann Arbor.

NOARS, R. (1956): Contribution à la connaissance de la larve d'*Orectochilus villosus* Müll. (Coléoptères Gyrinidés). – Trav. Lab. Zool. Fac. Sci. Dijon **17**: 1–32 + 14 pls.; Dijon.

PETERSON, A. (1960): Larvae of insects, part II (4th Edition). – 392 pp. Ewards Bros. Inc.; Columbus, Ohio.

ROUSSET, A. (1966): Tête des larves de Planipennes. – Mém. Mus. natn. Hist. nat. (N. S., Sér. A, Zool.) 42: 1–199; Paris.

RUHNAU, S. (1985): Zur Morphologie und Biologie der praeimaginalen Stadien des Wasserkäfers *Noterus crassicornis* (Müller, 1776) (Coleoptera, Hydradephaga, Noteridae). – Unveröffentl. Dipl-Arb., Fak. f. Biol., Univ. Tübingen, 99 S.; Tübingen.

– (1986): Phylogenetic relations within the Hydradephaga (Coleoptera) using larval and pupal characters. – Entomologica basiliensia 11: 231–271; Basel.

SCHIÖDTE, J. C. (1867): De Metamorphosi Eleutheratorum Oberservationes, Bidrag til Insekternes Udviklingshistorie. – Naturh. Tidsskr. 3(4): 415–552; Kopenhagen.

SCHREMMER, F. (1979): Ethökologische Beobachtungen zum Wohnröhrenbau bei Larven der mitteleuropäischen Sandlaufkäfer-Art *Cicindela silvicola* (Coleoptera: Cicindelidae). – Entomologica gen. 5(3): 201–219; Stuttgart.

SHELFORD, V. E. (1908): Life-histories and larval habits of the tiger beetles (Cicindelidae). – J. Linn. Soc. Lond. (Zool.) 30: 157–184 + pls. 23–26; London.

SNODGRASS, R. E. (1935): Principles of Insect Morphology. – 667 pp.; New York & London (McGraw-Hill).

– (1947): The insect cranium and the „epicranial suture". – Smithson. misc. Collns 107(7): 1–52; Washington.

– (1960): Facts and theories concerning the insect head. – Smithson. Misc. Collns 142(1): 1–62; Washington.

SPENCE, J. R. & SUTCLIFFE, J. F. (1982): Structure and function of feeding in larvae of *Nebria* (Coleoptera: Carabidae). – Can. J. Zool. 60: 2382–2395; Ottawa.

SPEYER, W. (1922): Die Muskulatur der Larve von *Dytiscus marginalis* L. Ein Beitrag zur Kenntnis des Insektenkörpers. – Z. wiss. Zool. 119: 423–492 + Tf. 7 (farbig); Leipzig.

STRENGER, A. (1952): Die funktionelle und morphologische Bedeutung der Nähte am Insektenkopf. – Zool. Jb. Anat. 72: 468–521; Jena.

THOMPSON, R. G. (1979): Larvae of North American Carabidae with a key to the tribes. – *In*: ERWIN, T. L., BALL, G. E., WHITEHEAD, D. R. & HALPERN, A. L. (eds.): Carabid beetles. Their evolution, natural history, and classification. – Proceedings of the 1st International Symposium on Carabidology. pp. 209–291; The Hague (Junk).

THOMPSON, R. G. & ALLEN, R. T. (1974): Descriptions of larval Carabidae I. – Coleopt. Bull. 28(4): 185–201; Gainesville, Florida.

TRÖSTER, G. (1987): Skelet und Muskulatur des Kopfes der Larve von *Pterostichus nigrita* (Paykull) (Coleoptera: Carabidae). – Stuttgarter Beitr. Naturk. (Serie A) 399: 1–23; Stuttgart.

WEIDNER, H. (1982): Handbuch der Zoologie. IV. Band: Arthropoda – 2. Hälfte: Insecta. 1. Teil: Allgemeines, 11. Morphologie, Anatomie und Histologie. – 531 S.; Berlin (de Gruyter).

ZIKAN, J. J. (1929): Zur Biologie der Cicindelinen Brasiliens. – Zool. Anz. 82: 269–414; Leipzig.

Anschrift des Verfassers:

Dipl.-Biol. STEFAN BREYER, Rosenweg 7, D-7407 Rottenburg 21.

ISSN 0341-0145

Schriftleitung: Dr. Wolfgang Seeger, Rosenstein 1, D-7000 Stuttgart 1
Gesamtherstellung: Verlagsdruckerei Schmidt GmbH, D-8530 Neustadt a. d. Aisch